ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 91

11

НОЯБРЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2006

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Главный редактор
Р. В. КАМЕЛИН

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*), Т. В. Егорова (*зам. главного редактора*), Н. В. Малышева (*отв. секретарь*), О. М. Афонина, Ю. В. Гамалей, П. Л. Горчаковский, Ч. Джеффри (Лондон), С. Г. Жилин, В. С. Ипатов, М. Г. Пименов, И. Н. Сафронова, И. И. Шамров, Г. П. Яковлев

Editor-in-Chief
R. V. KAMELIN

EDITORIAL BOARD

A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*), T. V. Egorova (*Associate Editor*), N. V. Malysheva (*Secretary*), O. M. Afonina, Yu. V. Gamalej, P. L. Gorchakovsky, Ch. Jeffrey (London), S. G. Zhilin, V. S. Ipatov, M. G. Pimenov, I. N. Safronova, I. I. Shamrov, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Л. Н. Андреев (Москва), И. О. Байтулин (Алма-Ата), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург), Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток), З. В. Карамышева (С.-Петербург), Л. И. Малышев (Новосибирск), Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), К. М. Сытник (Киев), Х. Х. Трасс (Тарту)

EDITORIAL COUNCIL

L. N. Andreev (Moscow), I. O. Baytulin (Alma-Ata), L. Yu. Budantsev (St. Petersburg), E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok), Z. V. Karamysheva (St. Petersburg), L. I. Malyshev (Novosibirsk), G. Sh. Nakhutsrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik (Kiev), H. H. Trass (Tartu)

Ответственный редактор номера **К. Л. Виноградова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко*. Технический редактор *О. В. Новикова*
Корректоры *О. В. Гусихина*, *З. Ю. Иванова* и *А. К. Рудзик*
Компьютерная верстка *О. В. Никитиной*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 91, № 10: 24.10.2006.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 23.10.2006. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 14.6. Уч.-изд. л. 17.4. Тираж 410 экз. Тип. зак. № 690. С 243

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.naukaspb.spb.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

© Российская академия наук, 2006 г.
© Редколлегия «Ботанического журнала» (составитель), 2006 г.

УДК 581.3

© И. И. Шамров

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ПРИРОДА СЕМЯЗАЧАТКА И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ТЕНДЕНЦИИ ЕГО РАЗВИТИЯ У ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

I. I. SHAMROV. MORPHOLOGICAL NATURE OF OVULE AND ITS EVOLUTIONARY LINEAGES IN FLOWERING PLANTS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: shamrov@is8305.spb.edu

Поступила 06.04.2006

В статье обсуждаются проблемы морфологической природы и эволюции семязачатка, который сравнивают с вегетативной почкой (осевая теория), рассматривают как видоизмененные части листа (филломная теория) либо как новообразование (теория «sui generis»). Рассмотрены теории, объясняющие происхождение семязачатка (индузиальная, синангиальная, теломная, модификации нуцеллуса, двойного интегумента, новая концепция), различия между ними касаются главным образом возникновения интегумента.

Исходя из палеоботанических данных, первичные ортотропные семязачатки характеризовались одним интегументом, соединявшимся с нуцеллусом с помощью «ножки», а халаза была почти неразвитой. Вероятно, на их базе возникли семязачатки современных семенных растений: унитегмальные (ортотропные у большинства голосеменных, *Juglandaceae*, *Myricaceae*; гемитропные у многих *Betulaceae*), а также ортотропные битегмальные покрытосеменных. Время появления и природа второго интегумента в семязачатке являются предметом дискуссии. Дальнейшие трансформации ортотропных битегмальных семязачатков в анатропные и кампилотропные были различными в зависимости от строения наружного интегумента (кольцевидное или полукольцевидное), степени развития фуникулуса (фуникулярные, сессильные и афуникулярные семязачатки) и взаимоположения различных структур в ходе развития (изменение ориентации фуникулуса в завязи, смещение положения халазы, гипостазы и проводящего пучка). Появление вторичных унитегмальных семязачатков рассматривается как дальнейшее эволюционное преобразование битегмальных, связанное с редукцией одного из интегументов либо их объединением в один. Происходили также трансформации основных элементов семязачатка. В ходе объединения оснований нуцеллуса и интегумента стали возникать мезохалазальные семязачатки. Однако основные направления эволюции были связаны с появлением медионуцеллятных семязачатков, дальнейшее развитие которых у двудольных и однодольных, вероятно, осуществлялось независимо.

Ключевые слова: семязачаток, морфологические типы, нуцеллус, интегумент, халаза, фуникулус, происхождение, эволюция, цветковые растения.

Семязачатки цветковых растений различаются по форме, строению и характеру развития. С позиции системного подхода нами были сформулированы принципы организации и типизации, которые позволяют объяснить разнообразие типов семязачатка и его структур.

Семязачаток как целостная система может быть охарактеризован с помощью таких общих принципов организации, как поливариантность развития и пространственно-временна́я координация. В основе построения элементов, составляющих семязачаток, лежат другие, частные принципы организации: происхождение, расположение, назначение, конкурентное развитие дублирующих структур.

Основываясь на зональном строении примордия семязачатка и используя частные принципы, можно точно идентифицировать инициальные клетки, положение и характер развития которых специфичны для каждой структуры и соответствуют ее функции. Таким образом, выделенные принципы организации позволяют диагностировать особенности строения семязачатка с самых первых стадий развития.

Исходя из принципов организации, каждая структура семязачатка имеет свой генезис и выполняет только ей присущие функции. Однако морфологическое выражение структур является таксоноспецифичным и отражает направления эволюции как самой структуры, так и всего семязачатка. По мнению Э. С. Терёхина (1991), наиболее общие функциональные и структурные взаимодействия частей разного ранга в онтогенезе (принципы эволюционного преобразования онтогенеза) создают необходимую базу для осуществления таких эволюционных преобразований.

В соответствии с принципами типизации (специфика развития и строения, степень развития, число одноименных структур, взаимоположение различных структур в процессе развития) был проведен анализ критериев, положенных в основу выделения типов семязачатка по развитию и строению нуцеллуса, интегумента, халазы, фуникулуса, а также по его общей морфологии (Шамров, 1995, 1999б, 2002, 2003, 2004; Shamrov, 1998, 2000, 2004). Это дало возможность пересмотреть традиционные представления о морфологической природе структур семязачатка и обсудить возможные направления его эволюции.

Морфологические типы семязачатка

В первой классификации морфологических (по общей морфологии) типов семязачатка (Mirbel, 1829) различали ортотропный, или атропный (прямой), анатропный (обращенный), кампилотропный (искривленный) и амфитропный (двусторонне изогнутый) семязачатки. В дальнейшем было предложено различать еще геми-анатропный (Agardh, 1858) и геми-кампилотропный (Warming, 1913) семязачатки. Гемитропный семязачаток в статусе типа установил K. Goebel (1933), объединивший известные ему типы семязачатка, кроме ортотропного, термином «дорсовентральные», или «асимметричные», семязачатки.

При изучении кампилотропных и амфитропных семязачатков, исходя из степени искривления нуцеллуса и изгибания фуникулуса и сопряженной с этим различной протяженности проводящего пучка, было предложено выделять орто- и ана-кампилотропные и орто- и ана-амфитропные семязачатки (Bocquet, 1959). Некоторые авторы (Bouman, Boesewinkel, 1991; Bouman, 1992) не делают различий между кампилотропными и амфитропными семязачатками и обозначают их общим понятием «кампилотропия». Было обнаружено, что кампилотропия может возникать не только за счет разрастания нуцеллуса. Она начинает проявляться на разных стадиях развития семязачатка, но окончательно ее становление происходит в период развития зародыша. За счет кампилотропии семязачатка увеличиваются линейные размеры зародыша, а его своеобразная изогнутая форма связана с особенностями диссеминации и прорастания семян.

М. И. Савченко (1973) дополнила общую классификацию типов семязачатка 3 типами (гипертропный, или сверхобращенный, и орто- и ана-цирцинотропные, или закрученные) на основании большей степени изгибания фуникулуса. Однако эти типы следовало бы считать вариантами анатропных и кампилотропных семязачатков с очень длинным фуникулусом, при этом расположение оси нуцеллус—микропиле следует рассматривать только по отношению к фуникулусу.

При характеристике морфологического типа семязачатка использовали и дополнительные критерии, например его положение в завязи. В зависимости от направления изгибания фуникулуса выделяют восходящие, приподнимающиеся и нисходящие семязачатки (Agardh, 1858; Sterling, 1963). Различают также эпитропные и апотропные семязачатки. При этом используются разные критерии. Ориентация микропиле относительно фуникулуса и плаценты: апотропный — микропиле повернуто к фуникулусу и плаценте, эпитропный — микропиле обращено в противоположном направлении (Agardh, 1858); характер изгибания фуникулуса относительно верхушки или основания завязи: эпитропный — фуникулус изгибается снизу вверх, апотропный — его изгиб происходит сверху вниз (Warming, 1913; Тахтаджян, 1948; Bocquet, 1959), исходя из этой характеристики эпитропный семязачаток равноценен восходящему, а апотропный — нисходящему; ориентация микропиле по отношению к верхнему концу завязи: эпитропный — микропиле направлено вверх, апотропный — оно направлено вниз (Sterling, 1963); согласованность с изгибом плодолистика: эпитропный, или антитропный, — семязачаток и плодолистик изгибаются в противоположных направлениях, апотропный, или синтропный, — семязачаток изгибается в той же плоскости, что и плодолистик (Endress, 1994). Выделяют еще плевротропные семязачатки, в которых микропиле остается неповернутым, а фуникулус не изгибается (Andersson, 1931; Тахтаджян, 1948).

Более сложной является классификация типов семязачатка, предложенная И. А. Корчагиной (1969). В основу классификации положены 7 критериев: ориентация микропиле относительно основания стилодийного канала, положение семязачатка по отношению к месту его прикрепления на плаценте, взаиморасположение семязачатка и фуникулуса, угол прикрепления семязачатка к плаценте, форма продольной оси, наличие семяножки и разрастания различных тканей интегумента, нуцеллуса.

Устойчивость морфологического типа семязачатка, как правило, относительна. В связи с тем что тип семязачатка и его положение в завязи могут меняться в процессе развития, многие авторы предлагают определять тип семязачатка на стадии зрелого зародышевого мешка. У некоторых видов, особенно с кампилотропными и амфитропными семязачатками, окончательное становление морфологического типа семязачатка завершается после оплодотворения. В таком случае при решении вопросов систематики и филогении учитывать морфологический тип семязачатка следует не перед оплодотворением, а на той стадии, когда он сформирован.

В соответствии с предложенными нами принципами типизации все многообразие морфологических типов семязачатка, построенных только на признаках внешней морфологии (без учета положения в завязи, ориентации микропиле относительно разных его частей, степени развития фуникулуса и др.), можно свести к 4. В основу их разделения положены следующие критерии: форма морфологической оси семязачатка; комплекс структур, определяющих морфологическую ось; взаиморасположение различных структур в процессе развития. Морфологические типы семязачатка: **ортотропный** — морфологическая ось (микропиле, нуцеллус, халаза, фуникулус) прямая, ее полюса не изменяют своего положения (микропиле противолежит плаценте); **анатропный** — ось (микропиле, нуцеллус, халаза) прямая, положение ее полюсов изменяется на 180°, так что микропиле оказывается вблизи плаценты; **гемитропный** — ось (микропиле, нуцеллус, халаза) прямая, располагается под углом в 90° по отношению к плаценте; **кампилотропный** — морфологическая ось (микропиле, нуцеллус, халаза), изогнутая относительно плаценты; при этом положение халазы и проводящего пучка остается исходным (орто-кампилотропный) или смещается (ана-кампилотропный).

Следует подчеркнуть, что форма семязачатка часто определяет форму семени. Известно, что примерно 80 % семейств цветковых растений имеют анатропные семязачатки (Davis, 1966). Из таких семязачатков развиваются так называемые нормальные анатропные семена, у которых зародыш прямой, а рубчик, или хилум, расположен вблизи микропиле. Семена, возникшие на базе других вышеупомянутых морфологических типов семязачатков, могут быть ортотропными, гемитропными и кампилотропными, не считая некоторых типов семян, различия которых обусловлены особенностями строения халазы, фуникулуса и хилума.

Теории происхождения семязачатка и плодолистика

Самые первые исследования семязачатка цветковых растений были неразрывно связаны с вопросами его происхождения. Широкое и целенаправленное изучение семязачатка в XIX в. привело к появлению 3 теорий, объясняющих природу семязачатка и его структур.

Первой была предложена **осевая теория**, согласно которой семязачаток интерпретировали как вегетативную почку, в которой точка роста уподоблена нуцеллусу, а латеральные листовые зачатки — интегументам (Saint-Hilaire, 1841; Schleiden, 1843; Payer, 1857; Braun, 1860).

В соответствии с **фолиарной теорией**, семязачаток является филломом, гомологичным либо сегменту плодолистика, и тогда семязачаток представляет собой «односпорангиевый мегаспорангий», либо листочку, обычно 3-лопастному. В последнем случае латеральные доли нижней части листочка образуют нижнюю поверхность филлома и гомологичны наружному интегументу и фуникулусу. Терминальная доля листочка образует верхнюю поверхность филлома (внутренний интегумент), и на ней в виде выроста, подобно эуспорангию у папоротников, возникает нуцеллус (Brongiart, 1844; Brown, 1866; Prantl, 1875; Warming, 1878; Celakovsky, 1884).

И наконец, **теория «*sui generis*»**, которая трактует семязачатки как новообразования, возникающие на стеблевых либо листовых органах (Schmitz, 1872; Sachs, 1874; Strasburger, 1879; Goebel, 1898—1901).

Эти представления заложили основы для дальнейших исследований, направленных на выявление морфологической природы семязачатка, и в разной степени получили свое развитие по мере получения данных о геологическом времени его появления.

Осевая теория была поддержана С. Г. Навашиным (1894) — семязачатки у цветковых растений представляли изначально продукт оси, а не плодолистиков. Согласно его представлениям, у растений некоторых семейств (*Caryophyllaceae*, *Polygonaceae* и др.) единственный семязачаток заканчивает верхушку оси цветка, а у *Betula alba*, например, семязачатки являются примордиями последней пары листьев, вслед за образованием которых деятельность верхушки цветочной оси прекращается. Эта точка зрения получила свое развитие в исследованиях М. С. Яковлева (1958), который пришел к выводу, что мега- и микроспорангии представляют конечные звенья конуса нарастания цветочного побега. В. А. Красилов (1989) пересмотрел концепции возникновения плодолистика и обнаружил, что у значительного числа цветковых растений (*Cyperaceae*, *Illiciaceae*, *Juglandaceae*, *Myricaceae*, *Piperaceae*, *Poaceae*, некоторые *Restionaceae*) не существует ни топологической, ни онтогенетической связи между семязачатком и стенкой завязи. Семязачатки развиваются латерально или строго апикально на цветоложе, где флоральный апекс целиком трансформируется в семязачаток, что указывает, по его мнению, на осевую природу семязачатка.

Однако в результате переисследований было опровергнуто наличие растений с осевой плацентацией — у представителей семейств *Caryophyllaceae*, *Plumbaginaceae*, *Polygonaceae*, *Portulacaceae*, *Primulaceae* единственный семязачаток является базальным и развивается на свободной центральной (Puri, 1952; Leinfellner, 1953; Савченко, 1957а, б; Тахтаджян, 1964, 1980; Moeliono, 1970) или базальной плаценте (Eames, 1961) и имеет карпеллярную природу.

Фолиарная теория происхождения семязачатка была поддержана рядом исследователей (Hallier, 1912; Goebel, 1933; Рыжков, 1954; Савченко, 1958, 1973). Согласно представлениям H. Hallier (1912), семязачаток соответствует перистой лопасти плодолистика, на верхней поверхности которого в качестве выроста развивается нуцеллус, равноценный спорангию папоротников. Вслед за L. Celakovsky (1884) и W. Worsdell (1904) он пришел к выводу, что покровы семязачатка не являются листовыми органами, а представляют собой валикоподобные образования, возникшие из перистых долей плодолистика, и их можно сравнивать с индузиями некоторых папоротников. М. И. Савченко (1957б, 1958, 1973) считает, что точка зрения на природу семязачатка и плаценты как органов, производных плодолистика, является самой приемлемой. Плодолистик произошел от репродуктивного осевого органа, который в процессе эволюции претерпел ряд преобразований, приобрел дорсовентральность и стал листоподобным. Об этом, по ее мнению, свидетельствует наличие тератологических форм, когда семязачатки формируются на открытых плодолистиках.

Теория «*sui generis*» была развита в работе Gregoire (1931), который подчеркивал, что органы цветка, в том числе и семязачаток, являются органами особого рода.

Существует также точка зрения, согласно которой семязачатки покрытосеменных не имеют ничего общего с семязачатками семенных папоротников и других голосеменных и, следовательно, имеют независимое происхождение. У семенных папоротников, саговников и гинкговых семязачатки представляют собой доли фертильного листа, а у покрытосеменных — это образования более низкого порядка, а именно выросты (Eames, 1961; Puri, 1970).

Следует иметь в виду, что в отличие от голосеменных, у которых семязачатки и семена формируются открыто на мегаспорофилле и защищены лишь с помощью чешуй (кроме гнетовых), у покрытосеменных растений эти органы развиваются внутри плодолистика, морфологическая природа которого вызывает дискуссию. Плодолистик считают купулярным образованием (Красилов, 1989), его возникновение объясняют с позиций филломной либо теломной (Zimmermann, 1965) теорий. В последнем случае прообразом мегаспорофилла считается репродуктивный орган радиального строения, который в ходе ряда органогенетических превращений (перевершинивания, планации, срастания, слияния и редукции) приобрел дорзовентральность и стал листоподобным.

Мы склонны поддержать филломную теорию, согласно которой плодолистик рассматривают как орган листовой природы, в котором смыкание краев происходит путем складывания мегаспорофилла вдоль, без заворачивания краев внутрь (концепция кондупликатного плодолистика — Goebel, 1933; Тахтаджян, 1948; Eames, 1961), либо как пельтатный или асцидиморфный лист, по краям или по всей поверхности которого располагаются фертильные зоны — плаценты, несущие семязачатки (концепция пельтатного, или щитовидного, плодолистика — Troll, 1928, 1939; Leinfellner, 1950). В этой связи особо следует отметить концепцию происхождения плодолистика от микроспорофилла, характерного для порядка *Bennettitales*

(Meyen, 1988). На примере одного из представителей этого порядка (*Weltrichia setosa*) было показано, что такая реорганизация могла произойти в результате гамогетеротопии, при которой в пластинчатом микроспорофилле с адаксиальной стороны на месте микроспорангиев, располагающихся в 2 ряда, стали возникать эпифильные органы, производящие семязачатки — филлоспермы. Последние сначала были частично открытыми, но постепенно становились похожими на листовки.

Таким образом, данные по морфологической природе семязачатка и плодолистика крайне противоречивы. Не меньшую дискуссию вызывают и вопросы происхождения основных элементов семязачатка.

Морфологическая природа семязачатка и его структур

В настоящее время известны несколько гипотез (теорий), объясняющих происхождение интегумента и нуцеллуса у семенных растений на основе данных по строению репродуктивных структур у споровых растений: индузиальная, синангиальная и теломная теории, концепция модификации нуцеллуса, теория двойного интегумента.

Индузиальная теория была предложена на основании изучения *Lagenostoma lomaxi* (Oliver, Scott, 1904). Мегаспорангий у этого семенного папоротника был окружен 2 индузиоподобными структурами, наружная из которых представляет собой купулу, а внутренняя — интегумент. В дальнейшем эта теория была пересмотрена (Oliver, 1909).

Согласно **синангиальной теории**, или теории стерилизации (Benson, 1904; Meeuse, 1964a, b), семязачаток возник из соруса, в котором один центральный спорангий становился постепенно нуцеллусом, а окружающие спорангии по мере их стерилизации объединялись, образуя интегумент. Это рассматривалось как доказательство спорангиального происхождения интегумента, основанное на заметном сходстве между синангием *Telangium scotti* и семязачатком *Lagenostoma.* В соответствии с этой гипотезой каждая продольная камера многокамерных интегументов палеозойских голосеменных соответствует одному стерильному спорангию (Benson, 1904; Benson, Welsford, 1909; Thomas, 1935).

Сторонники **теломной теории** (воротничковой синтеломной теории — англ. collar syntelome theory) утверждают, что интегумент возник из системы дихотомически ветвящихся стеблевых осей (англ. stem trusses), или теломов, которые окружали центральный мегаспорангий — нуцеллус. Семязачаток произошел от мегаспорангия, образующегося терминально на теломе и окруженного двумя и более стерильными теломами (Van Haan, 1920; Козо-Полянский, 1948; Кречетович, 1952; Walton, 1952, 1953; Andrews, 1961; Long, 1966; Kenrick, Crane, 1997). Подтверждением процесса объединения теломов могут служить случаи, когда интегументы у некоторых цветковых растений (*Fabaceae*, *Hernandiaceae*, *Juglandaceae*, *Ulmaceae*) в апикальной части остаются лопастными (Boesewinkel, Bouman, 1967; Van Heel, 1970, 1971; Van Heel, Bouman, 1972; Rembert, 1977; Dottori, 1991; Umeda et al., 1994). Проводящие пучки, дифференцирующиеся в интегументе некоторых примитивных семейств цветковых растений (*Dilleniaceae*, *Fagaceae*, *Juglandaceae*, *Myricaceae*), принимаются рядом исследователей за «реликтовые» пучки, снабжавшие когда-то отдельные мегаспорагнии (Kershaw, 1909a, b; Mangenot, 1952; Walton, 1952; Camp, Hubbard, 1963a; Boesewinkel, Bouman, 1967).

Теломная теория получила широкое распространение среди исследователей, занимающихся вопросами морфологической природы и возникновения семязачатка.

Она претерпела некоторые трансформации, что выразилось в появлении самостоятельных теорий и концепций. Одной из них является **теория двойного интегумента.** Согласно этой теории, первые палеозойские семязачатки имели 2 сросшихся интегумента, возникшие из стерильных, дихотомически ветвящихся теломов и охватывающих терминальный мегаспорангий. Внутренние круги теломов постепенно сливались с нуцеллусом (Camp, Hubbard, 1963a, b).

К теории двойного интегумента по сути близка **концепция модификации нуцеллуса**, основным постулатом которой является возникновение интегумента из периферической ткани мегаспорангия у представителей порядков *Lagenostomales*, *Trigonocarpales* (Andrews, 1961). Сходная мысль высказывалась ранее J. Walton (1953), согласно которой наличие проводящей системы в периферической области нуцеллуса следует интерпретировать как «слияние» интегумента с нуцеллусом.

Различия между всеми приведенными теориями касаются главным образом происхождения интегумента. Но ни одна из них не гомологизирует интегумент с фертильными структурами. Была предложена **новая концепция**, согласно которой часть слившихся интегументальных теломов были когда-то фертильными (Herr, 1995, 2000) (подробнее эта концепция будет рассмотрена ниже).

Таким образом, все рассмотренные теории и гипотезы могут быть рассмотрены как равноправные, а не альтернативные, поскольку становление семязачатка у разных таксонов семенных растений могло происходить независимыми путями.

Так, особенности гистогенеза интегументов у *Paeonia lactiflora* (Шамров, 1997а) свидетельствуют, по-видимому, в пользу теории двойного интегумента. Формирование каждого из интегументов этого современного растения характеризуется сочетанием особенностей развития двух анцестральных интегументов разного происхождения: дермального и субдермального происхождения (в наружном) либо дермального и дермального (во внутреннем) (рис. 1, *1—3*). Фактически мы наблюдаем остаточные явления трансформации, проявляющиеся в объединении периферических мегаспорангиев на самых ранних стадиях развития.

У других растений происхождение интегумента можно объяснить с позиций других теорий. В сем. *Juglandaceae* интегумент возникает в виде 2 отчетливых долей, что позволило считать его образование как результат слияния двух интегументов (Benson, Welsford, 1909; Leroy, 1954). Однако исследования, проведенные по генезису интегумента у ряда видов этого семейства (*Engelhardia spicata*, *Juglans regia*, *Pterocarya fraxinifolia*, *P. stenoptera*), показали, что интегумент появляется как кольцевидная структура, свободная от нуцеллуса, на базе единой инициальной зоны. И хотя первыми образуются его лопасти, растущие подобно листу, интегумент вследствие конгенитального срастания и интеркалярного роста является лопастным только в микропилярной части (Boesewinkel, Bouman, 1967; Bouman, 1974). Подобный характер развития напоминает, скорее, не слияние двух интегументов в один, как это происходит у некоторых продвинутых таксонов цветковых растений, а заключительные стадии формирования единого интегумента первичных семенных растений в соответствии с теломной теорией.

Изучение нуцеллуса и интегумента хвойных показало, что им присущ одинаковый тип роста — деление и растяжение клеток разделены во времени (Данович, Сорокина, 1982). По мнению авторов, это может служить подтверждением их общей морфологической природы и синангиального происхождения семязачатка.

Нуцеллус семязачатка цветковых растений, как установил еще W. Hofmeister (1851), гомологичен **мегаспорангию** других высших растений. Это представление получило развитие во многих исследованиях (Warming, 1878; Schnarf, 1929; Maheshwari, 1950; Тахтаджян, 1964, 1980; Поддубная-Арнольди, 1976; Кордюм, 1978).

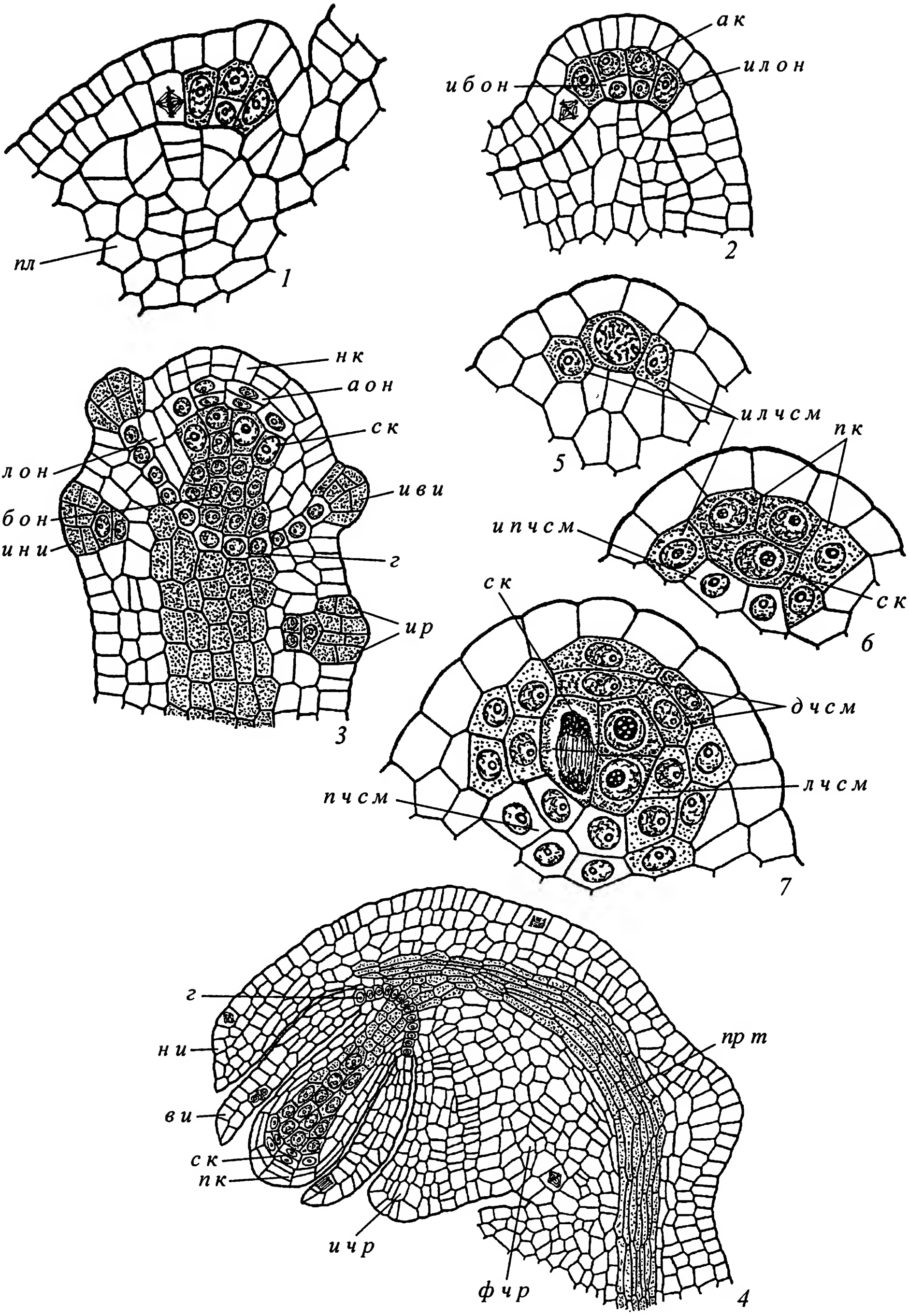


Рис. 1. Сходные черты в дифференциации мега- и микроспорангия.

1—4 — формирование стенки мегаспорангия (нуцеллуса) у *Paeonia lactiflora* (по: Шамров, 1997а): *1*, *2* — образование примордия семязачатка, *3*, *4* — дифференциация структур семязачатка; *5—7* — формирование стенки микроспорангия (гнезда пыльника) у *Allium caspium* (по: Шамров, 1990а, с изм.): *5* — дифференциация инициальных клеток микроспорангия в субэпидермальном слое, *6* — отделение париетальных клеток, формирующих стенку микроспорангия с дистальной стороны, видны инициали слоев ее латеральной и проксимальной частей, *7* — стенка микроспорангия на стадии образования тяжей спорогенной ткани. *ак* — археспориальная клетка, *аон* — апикальная

Было предложено называть крассинуцеллятные семязачатки эуспорангиатными, а тенуинуцеллятные — лептоспорангиатными (Warming, 1913). Однако позже было показано, что хотя нуцеллус и является гомологом мегаспорангию папоротников, по своему развитию и строению он представляет мегаспорангий эуспорангиатного типа. A. Eames (1961) считает подобную интерпретацию нуцеллуса неправильной. По его мнению, нуцеллус гомологичен стенке пыльника, которая является, вероятно, остатком мезофилла спорофилла, а не стенки спорангия, т. е. мегаспорангий (спорогенная ткань) у покрытосеменных растений лишен стенки и погружен в ткань спорофилла. Защита спорогенных клеток осуществляется окружающими клетками (нуцеллусом) и прилегающими к ориентации микропиле тканями.

В отличие от Eames (1961) мы считаем, что **нуцеллус гомологичен всему микроспорангию**. У цветковых растений микроспорангий включает не только стенку гнезда пыльника со всех его сторон (дистальной — с наружной стороны, выделение типов основано только на ее строении; проксимальной — со стороны связника и латеральной — с боков), но и спорогенную ткань (рис. 1, *5—7*). В мегаспорангии апикальная область (собственно стенка мегаспорангия), представленная лишь париетальной тканью, гомологична дистальной части стенки микроспорангия; базальная область гомологична проксимальной ее части, а латеральные области — латеральным частям стенки микроспорангия; археспориальная и спорогенная ткани являются тождественными структурами (рис. 1, *3*, *4*, *7*). Все составные элементы как микроспорангия, так и мегаспорангия имеют общее происхождение: возникают из клеток субэпидермального слоя зачатка пыльника или плаценты (Шамров, 1994, 1995, 1999б, 2002) (рис. 1, *1*, *2*, *5*, *6*). Следует отметить, что D. Pant (1992) рассматривает нуцеллус лишь как стенку мегаспорангия, а J. Herr (1995, 2000) — как спорангиофор кауломного происхождения, который производит единственный терминальный мегаспорангий.

Анализ первых ископаемых семенных растений, обнаруженных в позднедевонских отложениях, показал, что семязачатки у них были прямые, с радиальной симметрией. Они состояли из мегаспорангия и лопастного интегумента, при этом лопасти интегумента были сросшимися только в основании, а сам интегумент был свободен от мегаспорангия. Семязачатки были окружены купулой. В дальнейшем стали появляться семязачатки с дорсовентральной симметрией (Chaloner et al., 1977; Gillespie et al., 1981; Scheckler, 1985; Meyen, 1987). В нижнем карбоне число типов семязачатков увеличилось, при этом они различались главным образом по числу лопастей интегумента и степени их срастания (Galtier, Rowe, 1989). К началу верхнего карбона число типов семязачатков уменьшилось и стали доминировать семязачатки, в которых лопасти интегумента уже объединились и образовалось микропиле. Была предложена гипотетическая серия трансформации семязачатка с лопастным интегументом до семязачатка с единым цельным интегументом, формирующим микропиле (Andrews, 1963; Di Michelle et al., 1989) (рис. 2, *1—4*). Такое строение семязачатка, а именно наличие **одного интегумента** характерно для ископаемых семенных и многих современных голосеменных в отличие от большинства покрытосеменных.

область нуцеллуса, *б о н* — базальная область нуцеллуса, *в и* — внутренний интегумент, *г* — гипостаза, *д ч с м* — дистальная часть стенки микроспорангия, *и б о н* — инициали базальной области нуцеллуса, *и в и* — инициали внутреннего интегумента, *и л о н* — инициали латеральной области нуцеллуса, *и л ч с м* — инициали латеральной части стенки микроспорангия, *и н и* — инициали наружного интегумента, *и п ч с м* — инициали проксимальной части стенки микроспорангия, *и р* — инициали рафе, *и ч р* — интегументальная часть рафе, *л о н* — латеральная область нуцеллуса, *л ч с м* — латеральная часть стенки микроспорангия, *н и* — наружный интегумент, *н к* — нуцеллярный колпачок, *п к* — париетальная клетка, *пл* — плацента, *пр т* — прокамбиальный тяж, *п ч с м* — проксимальная часть стенки микроспорангия, *с к* — спорогенная клетка, *ф ч р* — фуникулярная часть рафе. Масштабная линейка — 20 мкм.

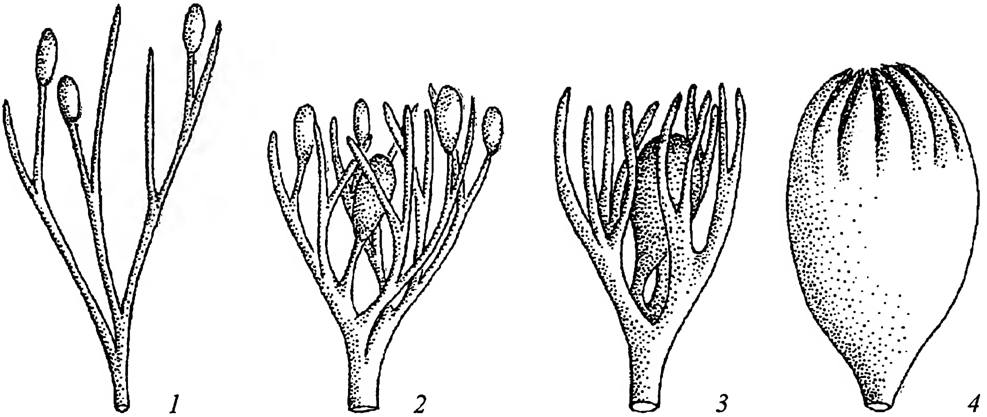


Рис. 2. Гипотетические стадии эволюции семязачатка от ветви с фертильными и стерильными теломами (*1*) до объединения стерильных теломов в интегумент вокруг мегаспорангия (*2—4*) (по: Andrews, 1961).

Вопрос о том, как возникли битегмальные семязачатки цветковых растений, остается до сих пор нерешенным. По мнению многих авторов (Stopes , 1905; Walton, 1949, 1952, 1953; Тахтаджян, 1964, 1980; Stebbins, 1974; Crane, 1985; Красилов, 1989; Pant, 1992), из двух покровов семязачатка лишь **внутренний интегумент** является истинным, соответствующим единственному интегументу голосеменных. **Наружный интегумент** имеет не спорангиальное, а листовое происхождение. Он произошел из купулы — особого покрова, окружающего один или несколько семязачатков семенных растений. Из предков голосеменных, купула которых могла бы трансформироваться в наружный интегумент беннеттитовых и покрытосеменных, рассматривают такие таксоны, как *Lagenostomales* и *Corystospermaceae.* Например, у *Lagenostoma lomaxii* купула была лопастной и внешне напоминала наружный интегумент. Купула окружала 1 ортотропный семязачаток, в единственном интегументе которого по всей длине проходили 9 проводящих пучков (Taylor, Millay, 1981; Crane, 1985). Однако данные, касающиеся последовательных стадий трансформации купулы в наружный интегумент, до сих пор не получены.

Существует иная точка зрения на происхождение интегументов (Meeuse, 1963, 1964a, b; Meeuse, Bouman, 1974). Наружный интегумент семязачатка цветковых растений, как правило, лучше развит и за счет него главным образом формируется семенная кожура. Он является гомологом первичного интегумента саговниковых из голосеменных, у которых интегумент лопастной и содержит проводящие пучки (у более продвинутых саговниковых с битегмальными семязачатками проводящие пучки формируются в наружном интегументе). В качестве подтверждения этой точки зрения авторы приводят данные о происхождении купулы семенных растений (Long, 1966) и считают, что ее формирование происходило после возникновения первичного интегумента. Внутренний интегумент семязачатка цветковых растений, располагающийся между нуцеллусом и наружным интегументом, появился позже наружного и мог возникнуть либо *de novo*, либо в результате преобразований части уже существующего мегаспорангия или интегумента.

Ряд авторов (Camp, Hubbard, 1963a) гомологизируют внутренний интегумент покрытосеменных растений с пыльцеулавливающей структурой семенных папоротников (англ. lagenostome, или salpinx), наружный интегумент — с интегументом семенных папоротников, а ариллус — с купулой. Еще ранее считалось (Leroy, 1950), что внутренний интегумент у *Canacomyrica* функционирует подобно аппарату, воспринимающему пыльцу у голосеменных. A. Long (1966) рассматривал внутренний интегумент как гомолог интегумента голосеменных, наружный интегумент — как вырост либо халазы либо первичного интегумента голосеменных, а плодолистик сравнивал с купулой.

Несмотря на дискуссионность вопроса о том, какова природа второго интегумента семязачатка, появление битегмальных семязачатков у цветковых растений считается вторичным признаком (Stopes, 1905; Walton, 1949; Meeuse, 1963, 1964a, b; Тахтаджян, 1964, 1980; Meeuse, Bouman, 1974; Stebbins, 1974; Красилов, 1989).

Молекулярно-генетические исследования по морфологии семязачатка у *Arabidopsis thaliana* выявили веер аномалий, анализ которых может пролить свет на происхождение интегумента (Schneitz et al., 1995; Angenent, Colombo, 1996; Gasser et al., 1998; Schneitz, 2000). Прежде всего был сделан вывод о независимых программах развития для каждого интегумента. Так, семязачатки *ant* мутантов лишены интегументов и напоминают собой спорангиофоры предков семенных растений. У мутантов *ino* возникает только внутренний интегумент, при этом семязачаток напоминает по строению семязачаток голосеменных с одним интегументом. У мутантов *bel*1, *bel*2 и *bel*3 внутренний интегумент не развивается, а вместо наружного интегумента возникает структура в виде колокола.

Исследование семязачатка мутанта *bel*3 показало наличие в его строении ряда примитивных черт, присущих семязачаткам палеозойских и современных семенных растений. Во время мегаспорогенеза интегументоподобная структура становится лопастной, а семязачатки напоминают платиспермные семена *Lyrasperma scotica* из нижнего карбона. Эти лопасти постепенно заходят одна за другую и оказываются расположенными вокруг нуцеллуса. В некоторых случаях они образуют карпеллярноподобную структуру (Modrusan et al., 1994). В результате детального изучения таких семязачатков с применением методики просветления и оптики Номарского было обнаружено, что в лопастях нередко дифференцируются прокамбиальные тяжи или склереиды, которые могут контактировать с проводящей системой фуникулуса. На поздних стадиях развития лопасти отчасти уплощаются и дихотомически ветвятся. Это позволило интерпретировать строение семязачатка мутанта *bel*3 как разветвленную систему осей, из которых в конечном счете возникает плодолистик. По его краям в терминальном положении находятся образования, которые можно рассматривать как отдельные нуцеллусы (при этом в центре находится исходный нуцеллус семязачатка), так как в них иногда дифференцируются археспориальные клетки и даже мегаспороциты. Эти представления составили основу новой гипотезы происхождения семязачатка, предложенной Herr (1995).

Особенности строения наружного интегумента

В ортотропных битегмальных семязачатках интегументы развиваются как кольцевидные структуры вокруг нуцеллуса и имеют чашевидную форму. В анатропных семязачатках наружный интегумент часто асимметричный. Суть явления асимметричности этого интегумента понимается различными авторами неоднозначно. Изучив особенности развития и строения семязачатка у большого числа цветковых растений, F. Bouman (1974, 1984) пришел к выводу, что асимметричность наружного интегумента обусловлена его двояким происхождением (эпидермальным и/или субэпидермальным) и соответственно разным строением в разных областях семязачатка. Однако ряд исследователей полагает, что у многих покрытосеменных, располагающихся в основании филогенетической системы (так называемые «базальные» двудольные и однодольные растения), наружный интегумент имеет, скорее, форму колпака, или капюшона (англ. hood), и является явно асимметричным, поскольку отсутствует на дорзальной (фуникулярной) стороне семязачатка. В этом случае наружный интегумент оказывается не кольцевидным, а полукольцевидным (Collinson, 1980; Johri et al., 1992; Matsui et al., 1993; Umeda et al., 1994; Imaichi et al., 1995; Endress, Igersheim, 1997, 1999; Igersheim, Endress, 1997, 1998; Yamada et al., 2001).

С нашей точки зрения, вышеупомянутые авторы не совсем верно трактуют понятие «полукольцевидный». Во-первых, они не используют термин «рафе» и структуру любой морфологической природы с дорзальной стороны семязачатка называют фуникулусом. Во-вторых, под полукольцевым понимается наружный интегумент такого строения, когда его часть, контактирующая с фуникулусом, морфологически не выражена на дорзальной стороне, т. е. наружный интегумент на поперечном срезе не образует единого кольца. В-третьих, подобная структура наружного интегумента выдается ими как нечто новое и особенное. Анализ имеющихся данных показал, что в этом случае мы имеем дело с конгенитальным срастанием фуникулуса с частью примыкающего к нему наружного интегумента. Эту структуру назвали «рафе» (Schleiden, 1839). Считается, что в анатропных семязачатках с двумя интегументами обычно только один интегумент виден на стороне семязачатка, примыкающей к фуникулусу. Гистологические доказательства этого конгенитального срастания отсутствуют (Eames, 1961).

Следует отметить, что у ряда растений (*Juncus filiformis*, *Luzula pedemontana*, *Nuphar lutea*, *Nymphaea gigantea*, *Paeonia lactiflora* — Винтер, Шамров, 1991а, б; Шамров, Винтер, 1991; Шамров, Анисимова, 1993а—в; Шамров, 1997а, 1998) можно выделить инициальные слои, дающие элементы рафе. При этом на ранних стадиях слои единой, инициальной для наружного интегумента и фуникулуса зоны могут давать разные типы тканей, но в рамках одной структуры (см. рис. 1, *4*). Полного объединения в рафе может и не произойти, если общими оказываются только нижние производные инициальных клеток, тогда как верхние дериваты образуют «свободные» части наружного интегумента и фуникулуса (рис. 3, *1*—*3*). В последнем случае свободная часть интегумента выглядит как вырост (например, у видов *Caesalpinia* из сем. *Fabaceae* — De Pádua Teixeira et al., 2004). Подобное строение семязачатка и семени характерно для представителей многих таксонов как примитивных, так и продвинутых. Такой вырост, например у *Magnolia grandiflora* (Yamada et al ., 2003), был назван фуникулярным. Авторы полагали, что вырост завершает полукольцевидную структуру наружного интегумента до единой кольцевидной, образуя экзостом микропиле. Однако Bouman (1974), изучив генезис наружного интегумента у *Magnolia stellata* и *M. virginiana*, сделал заключение о том, что процесс его инициации осуществляется сходно как с рафальной стороны, так и с антирафальной. Единственное сомнение у него вызвало то, что инициируются ли эти части наружного интегумента отдельно или они возникают на базе кольца инициальных клеток.

Столь пристальное внимание к наружному интегументу обусловлено тем, что исследователи, описавшие его полукольцевидное состояние, считали этот признак первичным по сравнению с кольцевидным строением. **Полукольцевидный на-**

ружный интегумент был обнаружен в таких примитивных семействах двудольных, как *Lauraceae*, *Trimeniaceae* (Endress, Igersheim, 1997), *Circaeasteraceae* (Endress, Igersheim, 1999), *Annonaceae*, *Austrobaileyaceae*, *Eupomatiaceae*, *Magnoliaceae*, *Schizandraceae*, *Winteraceae* (Matsui et al., 1993; Umeda et al., 1994; Igersheim, Endress, 1997), *Cabombaceae* и *Nelumbonaceae* (Igersheim, Endress, 1998). Такое же его строение присуще и ряду семейств однодольных: *Alismataceae*, *Butomaceae*, *Juncaginaceae*, *Limnocharitaceae*, *Scheuchzeriaceae*, *Tofieldiaceae*, *Truiridaceae*, *Taccaceae* (Igersheim et al., 2001). Однако полукольцевидный наружный интегумент выявлен в битегмальных семязачатках и ряда продвинутых двудольных: *Anisophylleaceae*, *Begoniaceae*, *Cucurbitaceae*, *Datiscaceae*, *Tetramelaceae* (Matthews, Endress, 2004), *Grossosomataceae* (Matthews, Endress, 2005).

С другой стороны, для представителей многих примитивных покрытосеменных характерна **кольцевидная структура наружного интегумента** : *Amborellaceae*, *Chloranthaceae*, *Gomortegaceae* (Endress, Igersheim, 1997; Heo et al., 2004), *Canellaceae*, *Degeneriaceae*, *Himantandraceae*, *Illiciaceae*, *Myristicaceae* (Igersheim, Endress, 1997). В ряде примитивных семейств обнаружено как кольцевидное, так и полукольцевидное строение наружного интегумента: *Calycanthaceae*, *Hernandiaceae*, *Monimiaceae* (Endress, Igersheim, 1997), *Aristolochiaceae*, *Nymphaeaceae* (Igersheim, Endress, 1998).

Таким образом, на основании особенностей в строении наружного интегумента битегмальные анатропные и ана-кампилотропные семязачатки можно подразделить на 3 типа: 1-й тип — семязачаток с наружным интегументом кольцевидной структуры, 2-й тип — семязачаток с рафе, 3-й тип — семязачаток, в котором рафе образуется только в основании и в средней части, а в микропилярной части наружный интегумент остается кольцевым. Последний тип характерен также для унитегмальных семязачатков, в которых наряду с участием интегумента в формировании симметричного микропиле происходят процессы редукции одного из интегументов либо их объединение между собой и фуникулусом.

Резюмируя все вышесказанное относительно морфологического многообразия семязачатков цветковых растений, мы пришли к заключению, что ортотропные, анатропные и ана-кампилотропные 1-го типа, а также гемитропные и орто-кампилотропные семязачатки характеризуются кольцевидной структурой наружного интегумента. Анатропным и ана-кампилотропным семязачаткам 2-го и 3-го типов присуще рафе (в полной мере или частично).

Эволюционные тенденции в развитии семязачатка

В связи с вышеупомянутыми особенностями развития и строения наружного интегумента рассмотрим вопрос о том, какой **морфологический тип семязачатка** следует считать **первичным**. По данным G. Davis (1966), из 315 семейств, для которых установлен морфологический тип семязачатка, 266 семейств относятся к двудольным. Это признак константный в 248 семействах. Из них 204 семейства характеризуются анатропными семязачатками, 20 семейств — ортотропными, 13 — гемитропными и 11 — кампило- и амфитропными. В 67 семействах обнаружены разные типы (различия на уровне рода и даже вида).

Мы разделяем представления ряда авторов о независимом возникновении семязачатка и его параллельной эволюции у покрытосеменных и голосеменных (Eames, 1961; Puri, 1970). Однако при обсуждении направлений эволюции следует принимать во внимание, что пути, способы и механизмы могли быть в чем-то сходными.

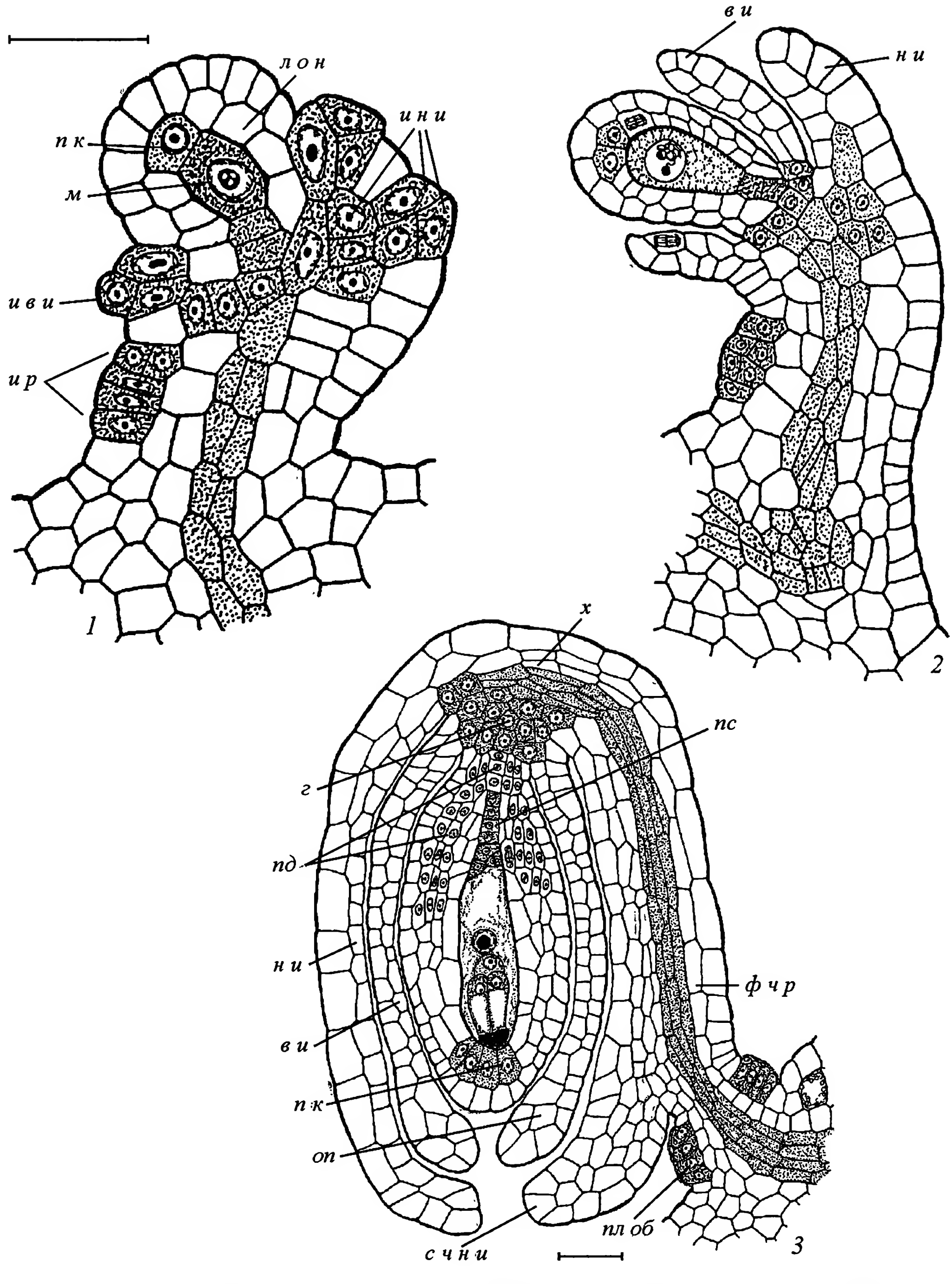


Рис. 3. Стадии развития семязачатка у *Juncus filiformis* (по: Шамров, Анисимова, 1993б).

1 — дифференциация структур семязачатка на стадии спорогенной клетки; *2*, *3* — строение семязачатка из стадии профазы I в мегаспороците (*2*) и перед оплодотворением (*3*). *оп* — оперкулум, *пд* — подиум, *пл об* — плацентарный обтуратор, *пс* — постамент, *с ч н и* — свободная часть наружного интегумента, *х* — халаза. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Выводить все разнообразие типов семязачатка у цветковых растений, видимо, нужно не от современных и ископаемых голосеменных, а от предков семенных растений, общих для обеих групп растений.

Ортотропный семязачаток присущ большинству голосеменных, поэтому некоторые авторы рассматривают его в качестве исходного для цветковых растений (Mirbel, 1829; Netolitzky, 1926; Goebel, 1933; Поддубная-Арнольди, 1976; Терехин, 1996). Другие исследователи первичным считают анатропный семязачаток, принимая во внимание его широкую распространенность и наличие у многих примитивных цветковых растений (Eames, 1961, Тахтаджян, 1964, 1966; Stebbins, 1974; Cronquist, 1979; Johri et al., 1992; Takhtajan, 1997). Существует точка зрения, что оба типа могли бы быть исходными (Bocquet, 1959; Bocquet, Bersier, 1960).

По нашему мнению, **первичные** семязачатки были **битегмальными, ортотропными**, с хорошо выраженным фуникулусом и имели сходное строение с семязачатками представителей таких семейств двудольных, как *Barclayaceae*, *Chloranthaceae*, *Piperaceae*, *Saururaceae* (рис. 4, *1*). Среди современных однодольных подобные семязачатки, возможно, присущи некоторым представителям семейств *Hydrocharitaceae* и *Zosteraceae*. Их трансформации в битегмальные анатропные и кампилотропные семязачатки могли осуществляться по меньшей мере в 3 направлениях — 3 линиях развития (рис. 4, *1—20*).

Фуникулярные семязачатки (первая линия) — от ортотропных через гемитропные к анатропным (оба интегумента остаются кольцевидными). Поворот семязачатка из орто- в анаположение возможен вследствие интеркалярного роста в основании фуникулуса, вследствие чего изменяется положение семязачатка в полости завязи (рис. 4, *1—3*). Морфологическая ось остается прямой, но топография ее полюсов изменяется на 180°, так что микропиле оказывается вблизи плаценты (*Anacardiaceae*, *Bataceae*, *Gunneraceae*, *Malpigiaceae*, *Onagraceae*, *Polygonaceae*, *Zygophyllaceae*). Как крайнее проявление этой трансформации можно рассматривать возникновение гипертропных (виды *Nuphar* , *Nymphaeaceae*) и цирцинотропных (*Plumbaginaceae*, некоторые *Fabaceae*) семязачатков, фуникулус которых очень длинный, что позволяет семязачаткам поворачиваться на 270, 360 и даже 540° (рис. 4, *4*, *5*). В результате всех этих сложных органогенетических превращений могли также появиться ана-кампилотропные семязачатки (рис. 4, *8*), у которых оба интегумента остаются кольцевидными, но морфологическая ось, зародышевый мешок и зародыш оказываются изогнутыми (*Aizoaceae*, *Amaranthaceae*, *Basellaceae*, *Brassicaceae*, *Cactaceae*, *Chenopodiaceae*, *Portulaceae*, *Schisandraceae*).

Преимущественно **сессильные семязачатки** (вторая линия) — от ортотропных (оба интегумента кольцевидные) через гемитропные к анатропным (внутренний интегумент кольцевидный, а наружный — полукольцевидный, т. е. семязачатки с рафе, при этом собственно фуникулус морфологически не выражен). Главный механизм, лежащий в основе этого преобразования, связан с процессами конгенитального срастания части фуникулуса и наружного интегумента в синтетическую структуру — рафе. При этом рафе может быть полным (рис. 4, *11*) либо неполным, когда в микропилярной части наружный интегумент, сохраняя кольцевидную структуру, образует вырост с фуникулярной стороны (рис. 4, *10*). Благодаря рафе поворот семязачатка в анатропное положение происходит быстрее по времени и с более ранних стадий развития, даже при наличии слабо выраженного фуникулуса. Изменяется топография полюсов прямой морфологической оси семязачатка, при этом микропиле располагается вблизи хилума (*Butomaceae*, *Cabombaceae*, *Costaceae*, *Degeneriaceae*, *Dracaenaceae*, *Hydrocharitaceae*, *Juncaceae*, *Liliaceae*, *Monimia-*

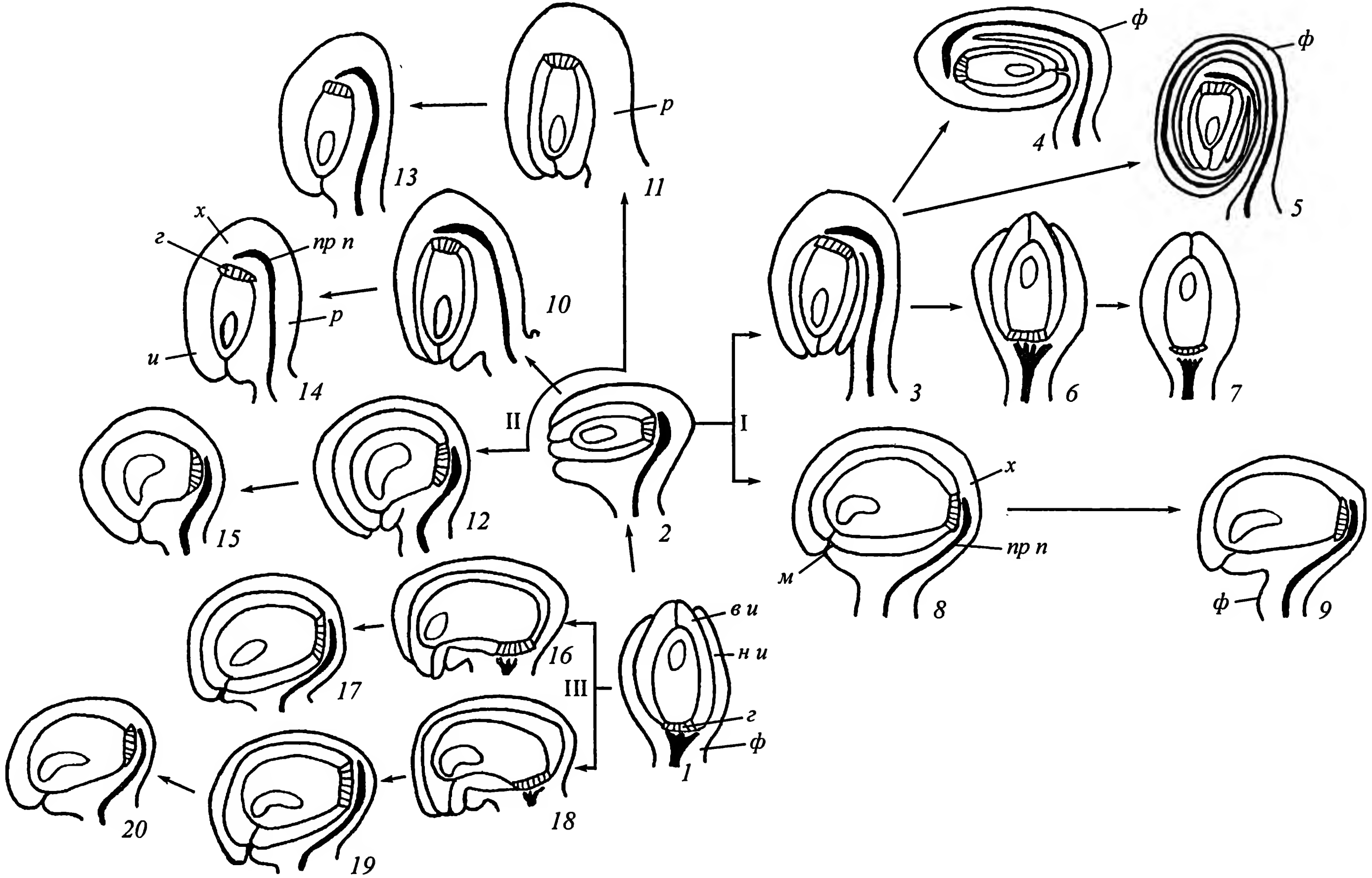


Рис. 4. Возможные линии трансформации (I—III) ортотропных семязачатков в анатропные и кампилотропные (объяснение в тексте). *и* — интегумент, *м* — микропиле, *пр п* — проводящий пучок, *р* — рафе, *ф* — фуникулус, *х* — халаза. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

ceae, *Nymphaeaceae*, *Phormiaceae*, *Scheuchzeriaceae*, *Winteraceae*). В соответствии со 2-й линией развития могли возникнуть не только типичные анатропные семязачатки, но и ана-кампилотропные (рис. 4, *12*), для которых характерна изогнутая морфологическая ось и изогнутая форма зародышевого мешка и зародыша (*Alismataceae*, *Caryophyllaceae*, *Didieraceae*, *Dilleniaceae*, *Menispermaceae*, *Nyctaginaceae*).

Семязачатки афуникулярные или почти афуникулярные (третья линия) — от ортотропных через орто-кампилотропные к ана-кампилотропным (оба интегумента остаются кольцевидными). Преобразования семязачатков могли быть вызваны смещением халазы, гипостазы и проводящего пучка из орто- в ана-положение при полном отсутствии или слабой выраженности фуникулуса. Морфологическая ось (микропиле, нуцеллус, халаза) изогнута относительно плаценты, а хилум находится вблизи микропиле. В зависимости от того, повторяют ли зародышевый мешок и зародыш форму морфологической оси, кампилотропные семязачатки могли быть разного строения: зародышевый мешок и зародыш изогнутые (*Burseraceae*, *Cannaceae*, *Cneoraceae*, *Molluginaceae*, *Potamogetonaceae*, *Tetragoniaceae*, *Zannicheliaceae* — рис. 4, *18*, *19*) или прямые (*Canellaceae*, *Fumariaceae*, *Haemodoraceae*, *Hypecoaceae*, *Papaveraceae*, *Simaroubaceae*, *Ruppiaceae* — рис. 4, *16*, *17*).

Таким образом, мы поддерживаем идею ряда авторов о первичности ортотропного морфологического типа семязачатка для покрытосеменных растений. С другой стороны, не следует исключать, что в ряде семейств ортотропный семязачаток мог произойти из анатропного (*Ceratophyllaceae*, *Hydnoraceae*, некоторые *Piperaceae* — *Peperomia*, *Rafflesiaceae* — *Cytinus*, *Mitrastemon*), на что указывали в литературе и ранее (Bouman, 1984; Корчагина, 1994). Базой для таких преобразований могли быть анатропные семязачатки с кольцевидными интегументами (см. рис. 4, *3*, *6*, *7*).

Возникновение унитегмальных семязачатков можно рассматривать как дальнейшие эволюционные преобразования битегмальных, в результате которых происходила либо редукция одного из интегументов, либо объединение двух интегументов в один. Унитегмальные семязачатки, обнаруженные у значительного числа таксонов, различаются между собой особенностями строения фуникулуса. Прежде всего, это анатропные сессильные с полным или почти полным рафе (без морфологически выраженного фуникулуса) — *Actinidiaceae*, *Alangiaceae*, *Apiaceae*, *Davidiaceae*, *Dipsacaceae*, *Empetraceae*, *Sarraceniaceae*, большинство *Gentianaceae*, некоторые *Escalloniaceae* (*Escallonia*, *Corokia*), *Monimiaceae* (*Siparuna*), *Salicaceae* (*Chosenia*, *Salix*) (рис. 4, *13*, *14*). Среди ана-кампилотропных семязачатков выявлены фуникулярные у *Loganiaceae*, *Theligonaceae* (рис. 4, *9*), сессильные у *Acanthaceae*, *Clethraceae*, *Cuscutaceae*, *Diapensiaceae*, *Lennoaceae*, некоторых *Ericaceae* (*Elliottia*, *Vaccinium*), *Styracaceae* (*Alniphyllum*) — рис. 4, *15*; афуникулярные у *Aegicerataceae*, *Asclepiadaceae*, *Hydrophyllaceae*, некоторых *Nyctaginaceae* (*Boerhaavia*), *Ranunculaceae* (*Helleborus*, *Ranunculus*), *Scrophulariaceae* (*Bartsia*) (рис. 4, *20*). Следует подчеркнуть, что теоретически возможные типы семязачатков (унитегмальные анатропные фуникулярные с кольцевидным интегументом и орто-кампилотропные афуникулярные) не обнаружены среди современных цветковых растений. Это свидетельствует, по нашему мнению, о том, что битегмальные семязачатки подобного строения, могли трансформироваться в семязачатки иного строения, при этом процесс эволюции не затронул в них интегументы.

В пользу идеи о первичности ортотропного семязачатка свидетельствуют данные об особенностях его развития у некоторых растений. Так, у представителей сем. *Potamogetonaceae* семязачаток до оплодотворения ортотропный (Davis, 1966; Терехин, 1985) или орто-кампилотропный (Takaso, Bouman, 1984; Камелина, 1990в), а после оплодотворения становится амфитропным, при этом на всех стадиях хорошо видно кольцевидное строение наружного интегумента (рис. 5, *1—3*). Для двух видов сем. *Juncaginaceae* (*Lilaea subulata* — Campbell, 1898; *Triglochin maritimum* — Никитичева, Проскурина, 1990) показано, что семязачаток на ранних стадиях ортотропный, а затем гемитропный, причем наружный интегумент кольцевидный. После оплодотворения семязачаток становится анатропным, с характерным рафе (рис. 5, *4—8*). У *Sparattanthelium* (*Hernandiaceae*), *Nuphar* и *Nymphaea* (*Nymphaeaceae*) наружный интегумент описан в начале развития как полукольцевидный, а затем как кольцевидный (Endress, Igersheim, 1997; Igersheim, Endress, 1998; Yamada et al., 2001). Было сделано уточнение, что у *Nuphar* и *Nymphaea* (Yamada et al., 2001) интегумент со стороны фуникулуса находится в состоянии «депрессии» и представлен лишь несколькими клетками. В ряде случаев у одного и того же вида вместо характерного анатропного семязачатка с рафе может возникать ортотропный семязачаток с кольцевидным наружным интегументом (*Butomus umbellatus*, *Butomaceae* — Igersheim et al., 2001).

Семязачаток у видов *Allium* является сначала ортотропным, а затем гемитропным (Шамров, 1999а). Однако некоторые авторы изображают его перед оплодотворением как орто-кампилотропный с кольцевым наружным интегументом (Савченко, Комар, 1965). У других представителей сем. *Alliaceae*, например *Brodiaea coronaria* (Berg, 1978), сформированный семязачаток анатропный, с рафе и выростом наружного интегумента в области микропиле. Подобное строение имеют, вероятно, и семязачатки в семействах *Amaryllidaceae* (Dutt, 1970; Ворсобина, Солнцева, 1990) и *Phormiaceae* (Fulvio, Cave, 1965; Алимова, Жинкина, 1990). У представителей ряда семейств выявлена промежуточная форма наружного интегумента — между полукольцевидным и кольцевидным (*Berberidaceae* — Endress, Igersheim, 1999; *Araceae*, *Aponogetonaceae*, *Dioscoreaceae*, *Hydrocharitaceae* — Igersheim et al., 2001).

Хотелось бы обратить внимание на тот факт, что преобразование наружного интегумента из кольцевидного в полукольцевидный нельзя проследить в ходе онтогенеза (на этапе развития семязачатка). Скорее всего, на ранних стадиях у ряда примитивных растений, характеризующихся несбалансированностью процессов формообразования, наблюдается разнообразие в способах развития и строении семязачатка, т. е. одни семязачатки начинают развиваться с кольцевидным, а другие с полукольцевидным наружным интегументом. Однако в дальнейшем получают преимущественное развитие только последние, и если на большом объеме материала не выяснить это разнообразие, то может возникнуть эффект трансформации. Об этом свидетельствуют данные по структуре семязачатков в сем. *Ixerbaceae* — из двух семязачатков, возникающих в каждом гнезде завязи, как правило, дегенерирует верхний семязачаток, наружный интегумент которого является кольцевидным, а нижний семязачаток с полукольцевидным наружным интегументом развивается в семя (Matthews, Endress, 2005). При анализе таксонов, у которых выявляются семязачатки разного строения, нужно прежде всего решить вопрос, что стало с той частью наружного интегумента, которая была видна на ранних стадиях со стороны фуникулуса; следы ее дегенерации, так же как и постгенитального срастания, не видны. Эта ситуация напоминает формирование семязачатка у мутанта *sup Arabidopsis thaliana* — в процессе развития он вместо анатропного, характеризующегося наличием рафе, становится ортотропным или гемитропным, а интегументы, особенно наружный, образуют кольцевидные трубкообразные структуры (Gaiser et al., 1995).

У некоторых современных цветковых растений (*Juglandaceae*, *Myricaceae*) в ортотропных семязачатках интегумент не срастается с нуцеллусом, а сам нуцеллус

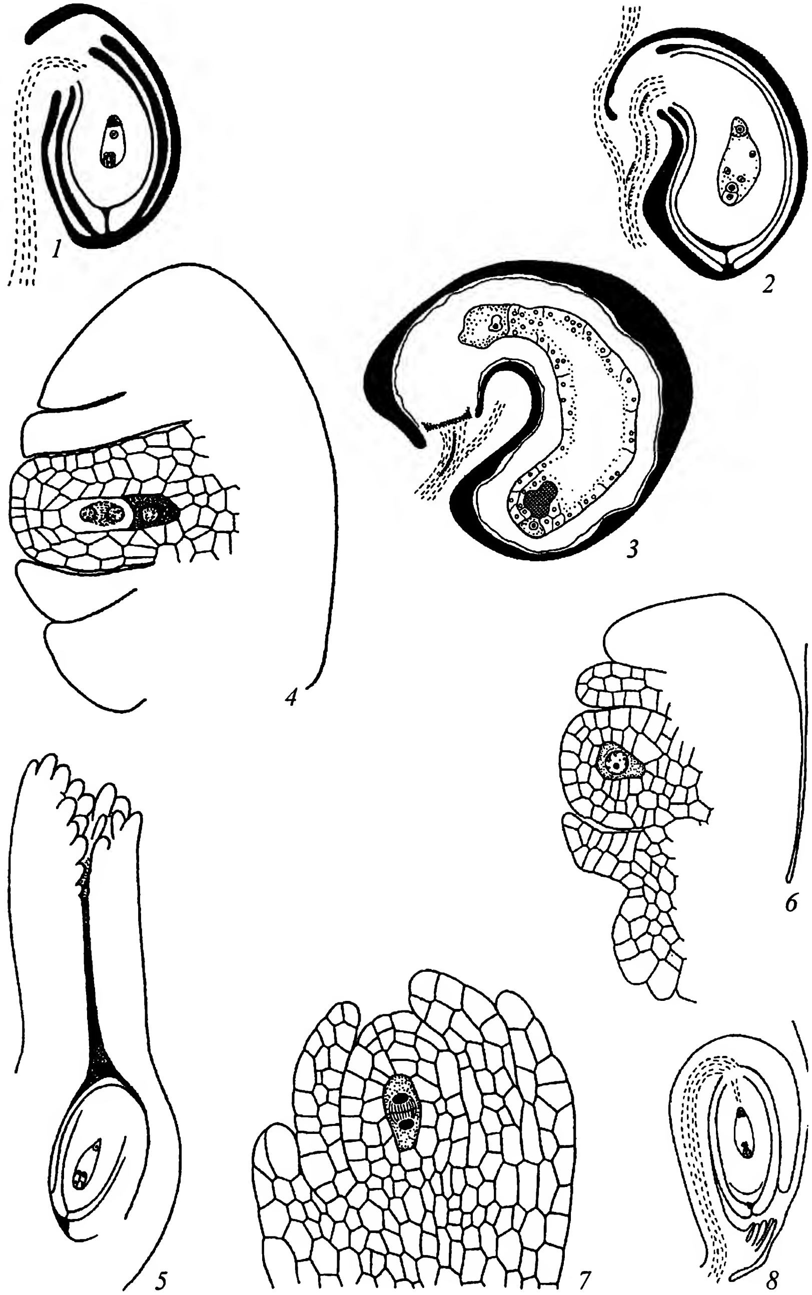


Рис. 5. Особенности развития семязачатка у *Potamogeton pectinatus* (*1—3* — по: Камелина, 1990в), *Lilaea subulata* (*4*, *5* — по: Campbel, 1898) и *Triglochin palustre* (*6—8* — по: Никитичева, Проскурина, 1990).

имеет в основании своеобразную «ножку» (рис. 6). От основания нуцеллуса к зародышевому мешку проходят тяжи из удлиненных клеток, которые рассматриваются в качестве остатка проводящего пучка, когда-то снабжавшего мегаспорангий (Kershaw, 1909a, b). Многим представителям сем. *Betulaceae* с унитегмальным гемитропным семязачатком, характеризующимся кольцевидным интегументом, также присуще подобное строение нуцеллуса и интегумента (Корчагина, 1981, 1994). Несмотря на то что халаза хорошо развита и в ней формируется множество проводящихся пучков, в ее образовании принимают участие только производные интегумента (рис. 7, *1—4*). Строение нуцеллуса, свободного от интегумента, и наличие проводящих пучков в интегументе являются примитивными признаками, которые характерны для некоторых ископаемых семенных папоротников (*Lagenostomales*, *Trigonocarpales*) (Scott, Maslen, 1907; Walton, 1953).

Все эти факты свидетельствуют о том, что возникновение подобных семязачатков у некоторых примитивных цветковых растений, по-видимому, происходило не через стадии формирования битегмального семязачатка, а на базе унитегмальных семязачатков первичных семенных растений. Была предложена схема образования семенных структур в следующем порядке: *Cycas circinalis* → *Lagenostoma* → *Myrica* → *Juglans regia* (Wettstein, 1934). Существует представление (Boesewinkel, Bouman, 1967; Macdonald, Sattler, 1973), согласно которому семязачаток *Myrica gale* (*Myricaceae*) и *Engelhardia spicata* (*Juglandaceae*) ведет свое начало от унитегмального семязачатка семенных папоротников и гнетовых с купулой, которую расценивают как наружный интегумент и гомологизируют ее с конгенитально сросшимися плодолистиками и брактеями. Однако ряд авторов (Meeuse, 1964; Meeuse, Huthuesen, 1964) интерпретируют стенку завязи у *Juglandaceae* как наружный интегумент, а околоцветник — как купулу.

Следует отметить, что у некоторых *Cycadales* (Oliver, 1903), так же как и у *Juglans regia* (Stefureac, Tâbâcaru, 1982), обнаружено срастание нуцеллуса с основанием интегумента. Было сделано предположение, что область семязачатка, выше которой нуцеллус становится свободным, филогенетически моложе, чем апикальные части нуцеллуса и интегумента (Oliver, 1903). Следовательно, возникновение халазы в семязачатке за счет объединения оснований нуцеллуса и интегумента является вторичным признаком.

Таким образом, на базе ортотропных семязачатков с одним лопастным интегументом (нуцеллус у них соединялся с интегументом с помощью своеобразной «ножки́», халаза была почти неразвитой) возникли, вероятно, различными путями семязачатки современных семенных растений (рис. 8, *1*): унитегмальные (ортотропные у большинства голосеменных, *Juglandaceae*, *Myricaceae* — рис. 8, *2*; гемитропные у многих *Betulaceae* — рис. 8, *3*), а также ортотропные битегмальные семязачатки (рис. 8, *4*, *5*), давшие начало семязачаткам большинства цветковых растений.

Будучи сначала ортотропными (рис. 8, *4*), первичные битегмальные семязачатки постепенно преобразовывались в анатропные, оба интегумента которых имели кольцевидную структуру (рис. 8, *5*). В дальнейшем в ходе постепенного объединения оснований нуцеллуса и интегумента (возникновение мезохалазы) такие семязачатки могли дать начало битегмальным, крассинуцеллятным и мезохалазальным семязачаткам многих примитивных таксонов двудольных и однодольных растений (*Magnoliaceae*, *Winteraceae*, *Juncaceae*, *Juncaginaceae*, *Potamogetonaceae*, некоторые *Lauraceae* — Sastri, 1962; Bhandari, 1963; Фрейберг, Камелина, 1981; Камелина, 1990в; Никитичева, Проскурина, 1990; Шамров, Анисимова, 1993а—в) (рис. 8, *4*; 9, *2*). В дальнейшем семязачатки подобного строения могли трансформи-

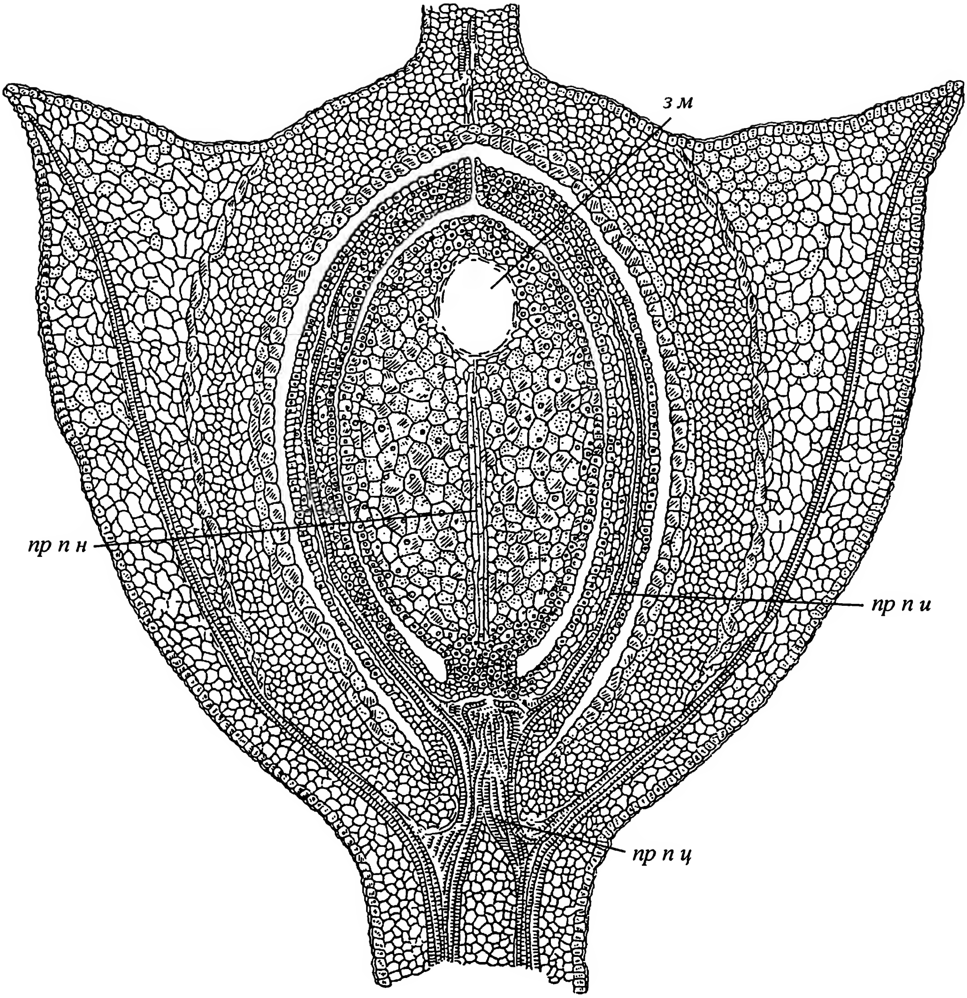


Рис. 6. Продольный срез женского цветка *Myrica gale* (по: Kershaw, 1909a).

з м — зародышевый мешок, *пр п и* — проводящий пучок интегумента, *пр п н* — проводящий пучок нуцеллуса, *пр п ц* — проводящий пучок цветка.

роваться в семязачатки других типов, что отразилось в специфике эволюционных преобразований отдельных их структур. Увеличение степени срастания нуцеллуса и интегументов привело к возникновению крассинуцеллятных (типичная и компликатная вариации), пахихалазальных семязачатков (*Ceratophyllaceae*, *Nelumbonaceae*, *Scheuchzeriaceae*, некоторые *Lauraceae*, *Myristicaceae* — Sastri, 1955; Mohana Rao, 1974; Corner, 1976; Батыгина и др., 1982; Никитичева, Проскурина, 1992; Шамров, 1997б) (рис. 8, *5*; 9, *1*). Уменьшение числа слоев во всех областях нуцеллуса дало начало формированию крассинуцеллятных (редуцированная вариация), мезохалазальных семязачатков (некоторые *Alliaceae*, *Hemerocallidaceae* — Stenar, 1933; Cave, 1948; Berg, 1978; Шамров, 1999а) (рис. 8, *8*; 9, *3*).

Однако основные направления дальнейшей эволюции семязачатка были связаны с появлением медионуцеллятных семязачатков. У двудольных растений эволюция шла от битегмальных, типичных крассинуцеллятных, мезохалазальных семязачатков к унитегмальным, к медионуцеллятным (аподермальная вариация), ме-

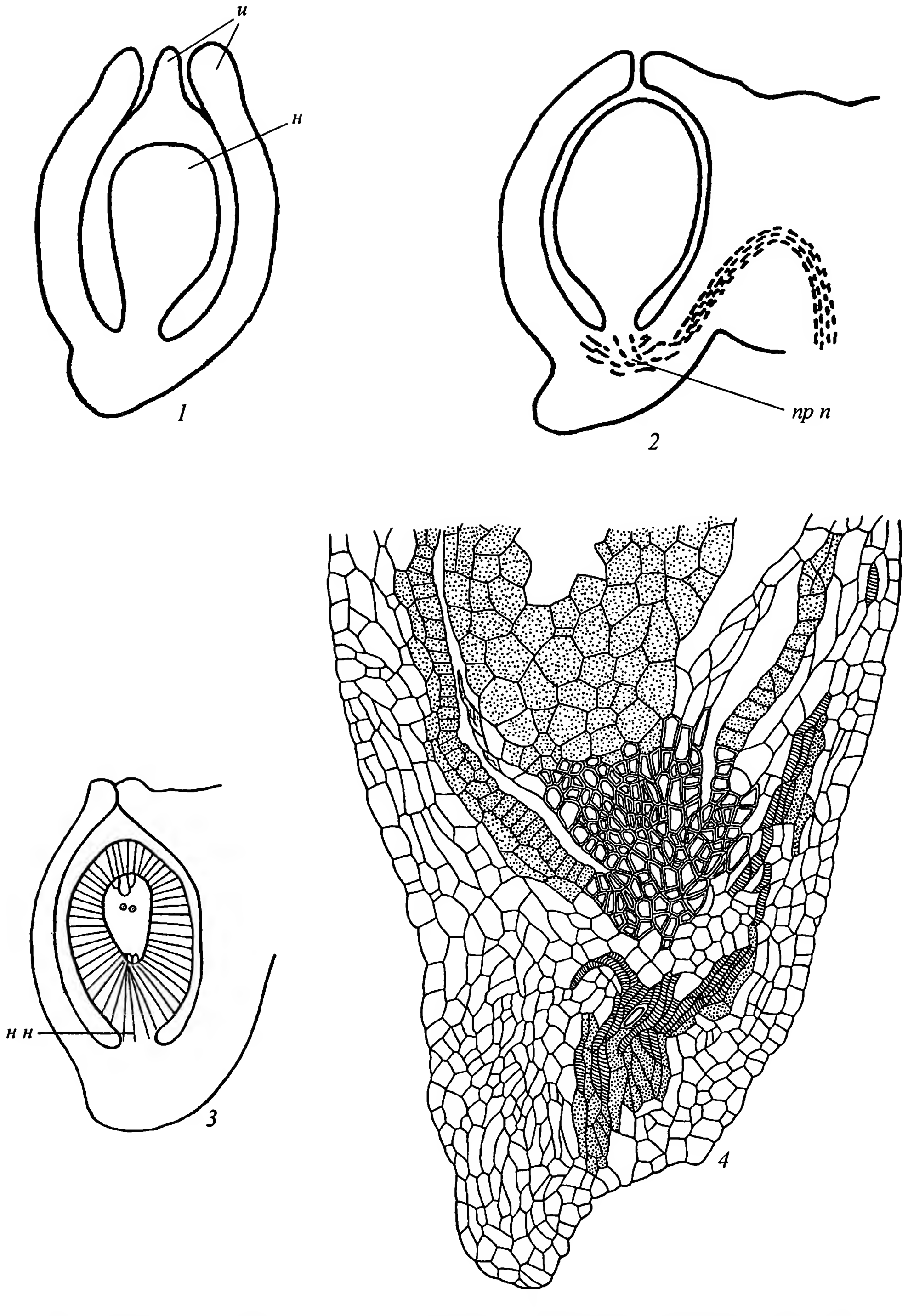


Рис. 7. Семязачаток некоторых представителей сем. *Betulaceae* (по: Корчагина, 1981, 1991).

1 — анатропный унитегмальный семязачаток *Alnus incana* с 3-лопастным интегументом в области микропиле; *2*, *3* — гемитропный унитегмальный семязачаток у *Betula costata* и *B. oycoviensis*; *4* — халазальная часть семязачатка *A. incana*. Во всех случаях интегумент не срастается с нуцеллусом, который в основании суживается в короткую «ножку». *н н* — «ножка» нуцеллуса. Остальные обозначения те же, что и на рис. 4.

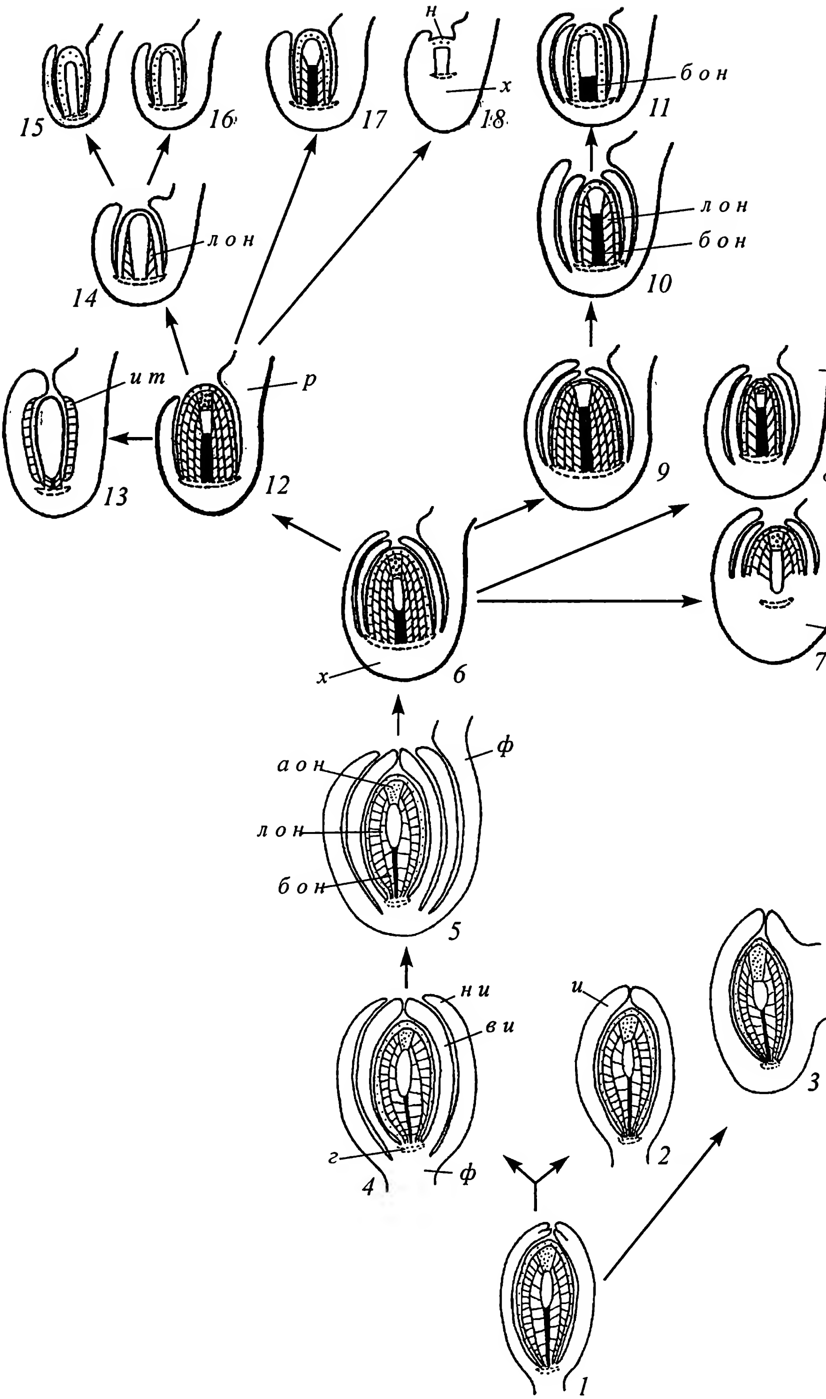


Рис. 8. Возможные направления эволюции семязачатка цветковых растений (объяснение в тексте). *и т* — интегументальный тапетум, *э н* — эпидерма нуцеллуса. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 4, 7.

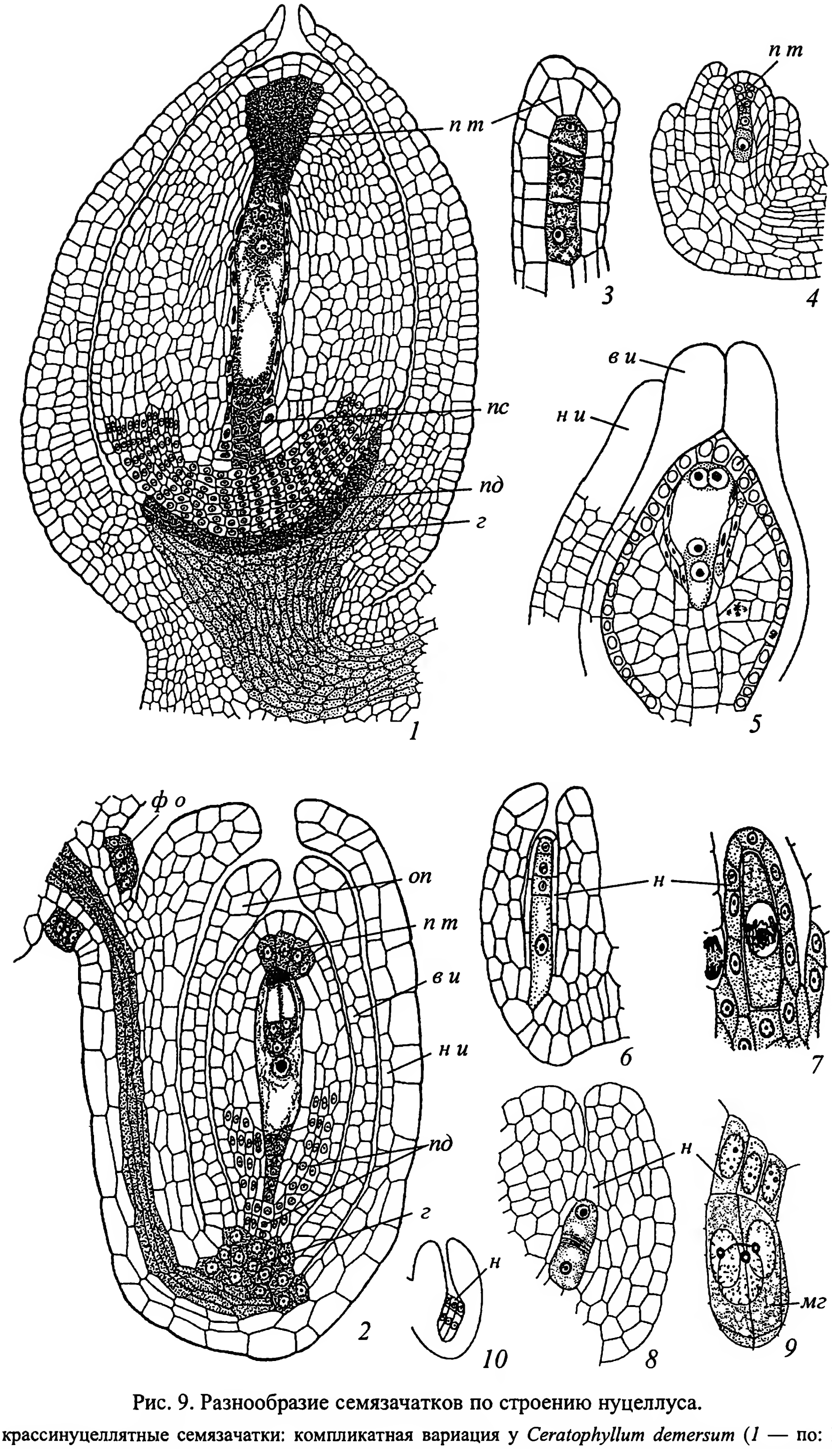


Рис. 9. Разнообразие семязачатков по строению нуцеллуса.

1—3 — крассинуцеллятные семязачатки: компликатная вариация у *Ceratophyllum demersum* (*1* — по: Шамров, 1997а), типовая вариация у *Juncus filiformis* (*2* — по: Шамров, Анисимова, 1993б) и редуцированная вариация у *Typha latifolia* (*3* — по: Dahlgren, 1918); *4*, *5* — преобразование крассинуцеллятного семязачатка в ходе развития во вторично медионуцеллятный семязачаток в результате раннего исчезновения париетальной ткани у *Triteleia hyacinthine* (по: Berg, 2003); *6—10* — тенуинуцеллятные семязачатки: *6*, *7* — типовая вариация у *Streptocarpus rexii* (*6* — по: Алимова, Яковлев, 1982) и *Crepis tectorum* (*7* — по: Герасимова-Навашина, 1954); *8—10* — редуцированная ва-

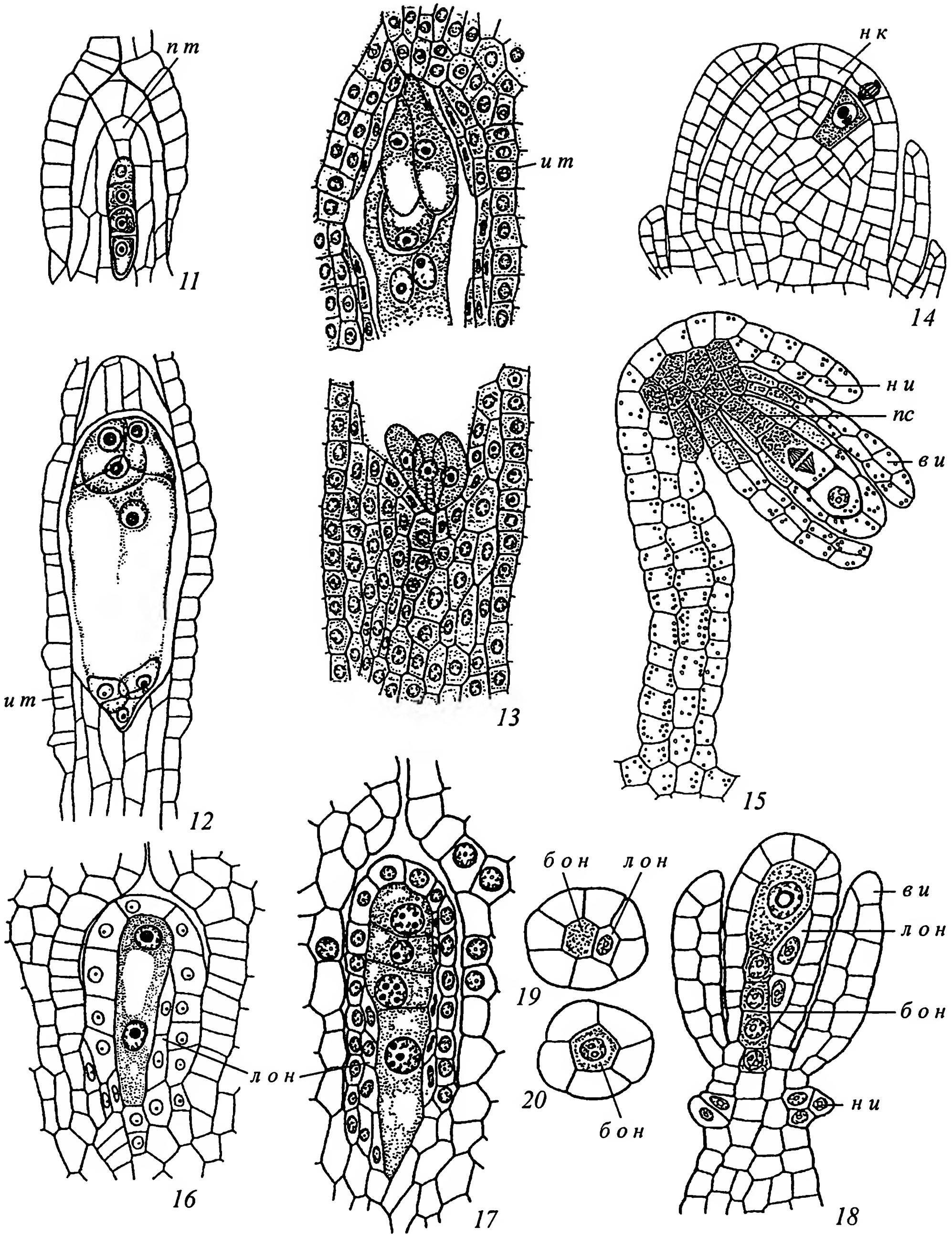


Рис. 9 (*продолжение*).

риация у *Vincetoxicum officinale* (*8* — по: Наумова, 1987) и *Borreria hebecarpa* (*9*, *10* — по: Андронова, 1987); медионуцеллятные семязачатки: *11—13* — аподермальная вариация у *Cornus controversa* (*11*, *12* — по: Sato, 1976) и *Alangium chinense* (*13* — по: Алимова, 1987); *14* — синдермальная вариация у *Thyrsostachys siamensis* (по: Bhanwra et al., 2001); *15—20* — перманентная вариация у *Gymnadenia conopsea* (*15* — по: Шамров, Никитичева, 1992), *Bartsia alpina* (*16* — по: Никитичева, 1987), *Morina lehmanniana* (*17* — по: Камелина, 1980) и *Cytinus rubber*, видно асимметричное строение субэпидермального слоя нуцеллуса на поперечных срезах (*18—20* — по: Шамров, 1999б). *мг* — мегаспороцит, *н* — нуцеллус, *п т* — париентальная ткань, *ф о* — фуникулярный обтуратор. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2, 8.

зохалазальным семязачаткам, характеризующимся почти полным исчезновением нуцеллуса до оплодотворения, что коррелировало с формированием интегументального тапетума (*Alangiaceae*, *Cornaceae*, *Davidiaceae*, некоторые *Araliaceae* — Алимова, 1987а, б; Анисимова, 1987; Шевченко, Камелина, 1987) (рис. 8, *12*, *13*; 9, *11—13*). Постепенно это могло привести к возникновению унитегмальных, медионуцеллятных (перманентная вариация), мезохалазальных семязачатков (например, *Dipsacaceae*, *Scrophulariaceae* — Камелина, 1980; Никитичева, 1987) (рис. 8, *14*, *17*; 9, *16—20*), унитегмальных, типичных тенуинуцеллятных, мезохалазальных (например, *Asteraceae*, *Gentianaceae*, *Lamiaceae* — Герасимова-Навашина, 1954; Камелина, Дзевалтовский, 1987; Шамров, 1990б; Shamrov, 1991) (рис. 8, *16*; 9, *7*) и лептохалазальных (например, *Gesneriaceae* — Arekal, 1961; Алимова, Яковлев, 1982) (рис. 8, *15*; 9, *6*), а также тенуинуцеллятных (редуцированная вариация), пахихалазальных семязачатков (*Apocynaceae*, *Asclepiadaceae*, *Rubiaceae*, *Santalaceae*, *Theligoniaceae* — Fagerlind, 1937; Андронова, 1977, 1982; Кордюм, 1978; Наумова, 1987; Солнцева, 1987; Шамров и др., 2001) (рис. 8, *18*; 9, *8—10*).

Филогенетическая линия развития семязачатков однодольных растений, вероятно, проходила через битегмальные, медионуцеллятные (синдермальная вариация) и мезохалазальные семязачатки, характеризующиеся многослойными латеральной и базальной областями нуцеллуса (рис. 8, *9*; 9, *14*). При этом происходила постепенная редукция апикальной области (париетальной ткани) нуцеллуса. В качестве подтверждения возможности такого пути развития отметим, что некоторых однодольных и ряда двудольных растений, располагающихся в основании системы цветковых растений, семязачатки, крассинуцеллятные на первых этапах развития, постепенно становятся вторично медионуцеллятными (рис. 9, *4*, *5*) за счет исчезновения париетальной ткани еще в период формирования зародышевого мешка (*Agavaceae*, *Butomaceae*, *Cabombaceae*, *Costaceae*, *Musaceae*, *Marantaceae*, *Nymphaeaceae*, *Saururaceae*, *Zingiberaceae* — Agremont, 1915; White, 1928; Wolf, 1940; Raju, 1961; Panchaksharappa, 1962; Gurudeva, Somashekar, 1985; Батыгина и др., 1982; Камелина, 1990а, б; Красников, 1990; Шамров, Винтер, 1991; Шамров, 1998). В некоторых семействах однодольных растений (*Asparagaceae*, *Bromeliaceae*, *Hydrocharitaceae*) отмечены как крассинуцеллятные, так и медионуцеллятные семязачатки (Birge, 1911; Narasimhamurthy, 1935; Baude, 1956; Сатарова, 1990). Об этом же свидетельствует и специфика строения нуцеллуса, отмеченная у *Zea mays*. В норме семязачаток у этого вида медионуцеллятный (синдермальная вариация, париетальная ткань отсутствует, археспорий одноклеточный), тогда как у некоторых линий (Weatherwax, 1919; Паламарчук, 1960а, б) и мутантов *mac*1 и *pam*1 (Sheridan et al., 1996; Воронова и др., 2002; Voronova et al., 2003) семязачаток может быть крассинуцеллятным (формируется 1—2-слойная париетальная ткань, при этом археспорий часто многоклеточный).

В ходе дальнейшей редукции как нуцеллуса, так и халазы возникли мезохалазальные, медионуцеллятные семязачатки, характеризующиеся однослойными латеральной и базальной областями (например, *Araceae*, *Velloziaceae* — Stenar, 1925; Parameswaran, 1959; Алимова, 1990) (рис. 8, *10*), а в последующем — лептохалазальные, медионуцеллятные семязачатки, в которых топографически выражена только однослойная базальная область (некоторые *Orchidaceae* — Heusser, 1915; Fagerlind, 1937; Савина, 1965; Sood, 1986; Шамров, Никитичева, 1992) (рис. 8, *11*; 9, *15*).

Все вышеприведенные факты свидетельствуют о том, что в эволюции семязачатков однодольных и двудольных растений существовали, вероятно, самостоятельные линии. Среди однодольных большое распространение получили медионуцеллятные семязачатки, а типичные тенуинуцеллятные отсутствуют. Кроме того, им присущи преимущественно битегмальные семязачатки. Процесс эволюции семязачатка однодольных сопровождался не полным исчезновением структур, а лишь уменьшением их массивности. Интегументы у многих таксонов состоят только из 2 слоев, при этом интегументальный тапетум обычно не дифференцируется. У однодольных также практически отсутствуют таксоны с целлюлярным типом эндосперма. На особый путь эволюции семязачатка однодольных указывали и ранее (Kapil, Bhatnagar, 1991).

Появление различного рода модификаций основных типов семязачатка, так же как возможные преобразования семязачатков из ортотропных в анатропные и кампилотропные, очевидно, было обусловлено комплексом различных факторов: строением завязи (особенно это касается синкарпного гинецея) и наличием в нем необходимого пространства для формирования всех заложившихся семязачатков, особенностями плацентации и наличием плацентарных выростов, степенью развития фуникулуса и проводниковой ткани, типом обтуратора. Так, для многих базальных, собственно двудольных растений (англ. basal eudicots), характерно формирование аберрантных семязачатков с тенденцией к сокращению их числа в завязи или гнезде завязи от 4 (*Daphniphyllaceae*) или 2 (*Proteales*, *Ranunculales*, *Saxifragales*) до 1. В семействах *Altingiaceae*, *Hamamelidaceae* в завязи появляются дополнительные семязачатки, но они не развиваются (Endress, Igersheim, 1999). У *Dioscorea nipponica* (*Dioscoreaceae*) в ряде случаев уменьшаются размеры гнезд в 3-гнездной завязи и развиваются атипичные семязачатки. На основе анализа представленных данных (Torshilova et al., 2003) можно предположить, что при слабой выраженности собственно фуникулуса (семязачаток почти сессильный) и отсутствии достаточного пространства в гнезде завязи для осуществления поворота и возникновения анатропного семязачатка происходит искривление морфологической оси, при этом около плацентарного выроста оказывается только микропиле, тогда как рафе, халаза, гипостаза и проводящий пучок остаются в положении, присущем гемитропному семязачатку. Все это приводит к формированию не анатропного, а ана-кампилотропного семязачатка. Как мы уже отмечали, разнообразие фуникулярных семязачатков связано с их положением в завязи (особенно когда их развивается много) по обеспечению необходимой ориентации относительно растущих пыльцевых трубок. Выявляется связь обтуратора, как впрочем любого типа проводниковой ткани, с особенностями строения фуникулуса. В фуникулярных семязачатках обтуратор обычно развивается из клеток фуникулуса, реже фуникулуса и интегумента, в афуникулярных и сессильных семязачатках — из клеток плаценты, реже стенки завязи, септы ценокарпного гинецея или даже нуцеллуса.

В ходе длительного исторического развития имели место не только изменения общей морфологии семязачатков, но и структурные перестройки основных его элементов. Эволюция семязачатка от красси- к тенуинуцеллятному осуществлялась, вероятно, через серию медионуцеллятных семязачатков при полной редукции сначала апикальной, а затем латеральной и базальной областей нуцеллуса. Это приводило к укорочению пути поступления веществ в зародышевый мешок. Время функционирования нуцеллуса смещалось на более ранние стадии развития.

Переход от би- к унитегмальности происходил постепенно, при этом интегумент стал возникать ближе к верхушке примордия семязачатка, что коррелировало с редукцией нуцеллуса, а у ряда высокоспециализированных таксонов и с разрастанием халазы — становлением пахихалазального семязачатка. Эволюционные преобразования халазы, по-видимому, происходили сначала в направлении увеличения ее массивности и формирования мезо- и пахихалазы по мере объединения оснований интегумента и нуцеллуса. В дальнейшем в связи с общей редукцией на базе мезохалазальных возникли лептохалазальные семязачатки.

Процесс эволюции семязачатка сопровождался появлением специфических структур. Как считает большинство исследователей, формирование и морфологическое разнообразие таких структур, как фуникулус, обтуратор, нуцеллярный колпачок, обусловлено, вероятно, особенностями экологии опыления. Наличие ариллусов, строение эпистазы, оперкулума, а также форма, размеры зародыша и степень его дифференциации, характер и место локализации запасных веществ, строение семенной кожуры в большей степени определяются спецификой диссеминации (анемохория, гидрохория, зоохория и др.), типом прорастания (подземный, надземный и др.), наличием или отсутствием явления недоразвития зародыша в семени на момент опадения с материнского растения и рядом других факторов.

Благодарности

Автор благодарен В. Е. Васильевой и Г. Е. Титовой за ценные советы и обсуждение материалов при подготовке статьи.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-48136), гранта президента РФ по поддержке ведущих научных школ РФ (проект № НШ-4834.2006.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алимова Г. К. Семейство *Alangiaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1987а. Т. 4. С. 15—18.

Алимова Г. К. Семейство *Cornaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1987б. Т. 4. С. 18—21.

Алимова Г. К. Семейство *Velloziaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1990. Т. 5. С. 141—143.

Алимова Г. К., Жинкина Н. А. Семейство *Phormiaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1990. Т. 5. С. 97—102.

Алимова Г. К., Яковлев М. С. К эмбриологии *Streptocarpus rexii* (*Gesneriaceae*) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 4. С. 470—479.

Андронова Н. Н. О строении семяпочки *Rubiaceae* Juss. // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 10. С. 1461—1469.

Андронова Н. Н. Систематика и филогения семейства *Rubiaceae* в свете эмбриологических данных // Матер. VI Моск. совещ. по филоген. раст. М., 1982. С. 11—12.

Анисимова Г. М. Семейство *Araliaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1987. Т. 4. С. 30—35.

Батыгина Т. Б., Шамров И. И., Колесова Г. Е. Эмбриология нимфейных и лотосовых. II. Развитие женских эмбриональных структур // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 9. С. 1179—1183.

Винтер А. Н., Шамров И. И. Развитие семяпочки и зародышевого мешка у *Nuphar lutea* (*Nymphaeaceae*) // Бот. журн. 1991а. Т. 76. № 3. С. 378—390.

Винтер А. Н., Шамров И. И. Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка у представителей родов *Nymphaea* и *Victoria* (*Nymphaeaceae*) // Бот. журн. 1991б. Т. 76. № 12. С. 75—87.

Воронова О. Н., Шамров И. И., Батыгина Т. Б. Морфогенез семязачатка *Zea mays* L. (*Poaceae*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 9. С. 10—26.

Ворсобина Л. И., Солнцева М. П. Семейство *Amaryllidaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1990. Т. 5. С. 87—96.

Герасимова-Навашина Е. Н. Развитие зародышевого мешка, двойное оплодотворение и вопрос о происхождении покрытосеменных // Бот. журн. 1954. Т. 39. № 5. С. 655—681.

Данович К. Н., Сорокина З. П. Структурно-функциональные особенности семяпочки хвойных в связи с проблемой происхождения голосеменных и покрытосеменных растений // Филогения высш. раст. М., 1982. С. 45—48.

Камелина О. П. Сравнительная эмбриология семейств *Dipsacaceae* и *Morinaceae*. Л., 1980. 102 с.

Камелина О. П. Развитие мужских и женских эмбриональных структур в семействе *Marantaceae* // Бот. журн. 1990а. Т. 75. № 4. С. 480—493.

Камелина О. П. Семейство *Marantaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1990б. Т. 5. С. 247—254.

Камелина О. П. Семейство *Potamogetonaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1990в. Т. 5. С. 34—39.

Камелина О. П., Дзевалтовский А. К. Семейство *Lamiaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1987. Т. 4. С. 225—236.

Козо-Полянский Б. М. К модернизации системы растительного мира // Тр. Воронеж. ун-та. 1948. Т. 15. С. 76—129.

Кордюм Е. Л. Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. Киев, 1978. 219 с.

Корчагина И. А. Попытка классификации морфологических типов семязачатков покрытосеменных // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 10. С. 1513—1530.

Корчагина И. А. Семейство *Betulaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1981. Т. 1. С. 201—210.

Корчагина И. А. Семейство *Betulaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л., 1991. Т. 3. С. 134—140.

Корчагина И. А. Семязачаток // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1994. Т. 1. С. 122—131.

Красилов В. А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М., 1989. 263 с.

Красников Л. Г. Семейство *Butomaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1990. Т. 5. С. 7—14.

Кречетович Л. М. Вопросы эволюции растительного мира. М., 1952. 351 с.

Навашин С. Г. О морфологическом значении семяпочек у березовых (*Betulaceae*) // Тр. СПб. об-ва естествоисп. 1894. Т. 25. С. 3—4.

Наумова Т. Н. Семейство *Asclepiadaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1987. Т. 4. С. 132—137.

Никитичева З. И. Семейство *Scrophulariaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1987. Т. 4. С. 251—259.

Никитичева З. И., Проскурина О. Б. Семейство *Juncaginaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1990. Т. 5. С. 28—34.

Никитичева З. И., Проскурина О. Б. Эмбриология *Scheuchzeria palustris* (*Scheuchzeriaceae*) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 1. С. 3—18.

Паламарчук И. А. О развитии женского соцветия, цветка и зерновки кукурузы. Сообщение II // Биол. науки. 1960а. № 1. С. 87—93.

Паламарчук И. А. Развитие женского гаметофита у кремнистого сорта кукурузы // Сообщ. Моск. отд. ВБО. 1960б. Вып. 1. С. 93—96.

Поддубная-Арнольди В. А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. Основы и перспективы. М., 1976. 507 с.

Рыжков В. Л. Происхождение центральной плаценты в свете тератологических данных // Бот. журн. 1954. Т. 39. № 5. С. 754—759.

Савина Г. И. Оплодотворение у орхидных (*Orchidaceae*): Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1965. 129 с.

Савченко М. И. О природе плодолистика покрытосеменных растений (к истории вопроса о природе плодолистика покрытосеменных растений) // Тр. БИН АН СССР. Сер. VII. 1957а. Вып. IV. С. 138—171.

Савченко М. И. К вопросу о природе семязачатка покрытосеменных растений на примере махровой вишни *Cerasus vulgaris* Mill. f. flora pleno hort. // Тр. БИН АН СССР. Сер. VII. 1957б. Вып. IV. С. 172—200.

Савченко М. И. К познанию морфологической сущности семяпочек // Проблемы ботаники. 1958. Вып. 3. С. 271—287.

Савченко М. И. Морфология семяпочки покрытосеменных растений. Л., 1973. 190 с.

Савченко М. И., Комар Г. А. Морфология семяпочек некоторых однодольных // Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М.; Л., 1965. С. 74—113.

Сатарова Т. Н. Семейство *Asparagaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1990. Т. 5. С. 114—124.

Солнцева М. П. Семейство *Theligoniaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1987. Т. 4. С. 94—96.

Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М., 1948. 301 с.

Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л., 1964. 236 с.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. Л., 1966. 611 с.

Тахтаджян А. Л. Семязачаток // Жизнь растений. М., 1980. Т. 5. Ч. 1. С. 49—53.

Терехин Э. С. Семейство *Potamogetonaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л., 1985. Т. 1. С. 51—53.

Терехин Э. С. Проблемы онтогенеза семенных растений // Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1991. Вып. 2. 69 с.

Терехин Э. С. Семя и семенное размножение. СПб., 1996. 376 с.

Фрейберг Т. Е., Камелина О. П. Семейство *Magnoliaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1981. Т. 1. С. 36—41.

Шамров И. И. Семейство *Alliaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1990а. Т. 5. С. 76—83.

Шамров И. И. Семяпочка *Gentiana cruciata* (*Gentianaceae*): структурно-функциональные аспекты развития // Бот. журн. 1990б. Т. 75. № 10. С. 1363—1379.

Шамров И. И. Примордий семязачатка // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1994. Т. 1. С. 132—134.

Шамров И. И. Семязачаток цветковых растений. Принципы организации и типизация: Дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1995. 479 с.

Шамров И. И. Развитие семязачатка и семени у *Paeonia lactiflora* (*Paeoniaceae*) // Бот. журн. 1997а. Т. 82. № 6. С. 24—46.

Шамров И. И. Развитие семязачатка и семени у *Ceratophyllum demersum* (*Ceratophyllaceae*) // Бот. журн. 1997б. Т. 82. № 10. С. 1—13.

Шамров И. И. Формирование гипостазы, подиума и постамента в семязачатке *Nuphar lutea* (*Nymphaeaceae*) и *Ribes aureum* (*Grossulariaceae*) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 1. С. 3—14.

Шамров И. И. Развитие семязачатка и семени у некоторых представителей порядков *Liliales* и *Amaryllidales* // Бот. журн. 1999а. Т. 84. № 2. С. 13—33.

Шамров И. И. Семязачаток как основа семенного воспроизведения цветковых растений: классификации структур // Бот. журн. 1999б. Т. 84. № 10. С. 3—35.

Шамров И. И. Нуцеллус семязачатка: происхождение, дифференциация, структура и функции // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 10. С. 1—30.

Шамров И. И. Интегумент цветковых растений: происхождение, дифференциация, структура и функции // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 6. С. 1—30.

Шамров И. И. Структурная дифференциация семязачатка цветковых растений: халаза, фуникулус, обтуратор // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 3. С. 1—17.

Шамров И. И., Анисимова Г. М. Морфогенез семяпочки *Luzula pedemontana* (*Juncaceae*): структурно-гистологическое исследование // Бот. журн. 1993а. Т. 78. № 4. С. 47—59.

Шамров И. И., Анисимова Г. М. Семязачаток и семя у *Juncus filiformis* (*Juncaceae*): особенности возникновения и характер преобразования структур в процессе развития // Бот. журн. 1993б. Т. 78. № 11. С. 18—33.

Шамров И. И., Анисимова Г. М. Особенности преобразования семязачатка в семя у *Luzula pedemontana* (*Juncaceae*) // Бот. журн. 1993в. Т. 78. № 12. С. 24—44.

Шамров И. И., Анисимова Г. М., Батыгина Т. Б., Лакшми Сита Г. Типы и морфологическая эволюция семязачатка в порядке *Santalales* // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 7. С. 1—14.

Шамров И. И., Винтер А. Н. Развитие семяпочки у представителей родов *Nymphaea* и *Victoria* (*Nymphaeaceae*) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 8. С. 1073—1083.

Шамров И. И., Никитичева З. И. Морфогенез семяпочки и семени у *Gymnadenia conopsea* (*Orchidaceae*): структурное и гистохимическое исследование // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 45—60.

Шевченко С. В., Камелина О. П. Семейство *Davidiaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1987. Т. 4. С. 7—12.

Яковлев М. С. Принципы выделения основных эмбриональных типов и их значение для филогении покрытосеменных // Проблемы ботаники. 1958. Вып. 3. С. 168—195.

Agardh J. G. Theoria systematis plantarum. Lund: Apud. C. W. K. Gleerup. 1858. 404 p.

Agremont A. Parthenocarpie und Samenbildung bei Bananen // Flora. 1915. Bd 57. H. 1. S. 57—110.

Andersson A. Studien über die Embryologie der Familien *Celastraceae*, *Oleaceae* und *Apocynaceae*. Lund: Håkan Ohlssons Buchdruckerei. 1931. 112 S.

Andrews H. N. Studies in paleobotany. New York—London, 1961. 487 p.

Andrews H. N. Early seed plants // Science. 1963. Vol. 142. P. 925—931.

Angenent G., Colombo L. Molecular control of ovule development // Trends in Plant Sci. 1996. Vol. 1. N 7. P. 228—232.

Arekal G. D. Embryology of *Klugia notoniana* // Bot. Gaz. 1961. Vol. 123. N 2. P. 144—150.

Baude E. Die Embryoentwicklung von *Stratiotes aloides* // Planta. 1956. Bd 46. N 6. S. 649—679.

Benson M. *Telangium scotti*, a new species of *Telangium* (*Calymmatotheca*) showing structure // Ann. Bot. 1904. Vol. 18. N 79. P. 161—177.

Benson M., Welsford E. J. The morphology of the ovule and female flower of *Juglans regia* and a few allied genera // Ann. Bot. 1909. Vol. 23. N 92. P. 623—633.

Berg R. Y. Development of ovule, embryo sac, and endosperm in *Brodiaea* (*Liliaceae*) // Norw. J. Bot. 1978. Vol. 25. N 1. P. 1—7.

Berg R. Y. Development of ovule, embryo sac, and endosperm in *Triteleia* (*Themidaceae*) relative taxonomy // Amer. J. Bot. 2003. Vol. 90. N 6. P. 937—948.

Bhanwra R. K., Sharma M. L., Vij S. P. Comparative embryology of *Bambusa tulda* Roxb. and *Thyrsostachys siamensis* Gamble (*Poaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 2001. Vol. 135. N 2. P. 113—124.

Bhandari N. N. Embryology of *Pseudowintera colorata* — A vesselless dicotyledon // Phytomorphology. 1963. Vol. 13. N 3. P. 303—316.

Birge W. I. The anatomy and some biological aspects of the «ball moss» *Tillandsia recurvata* L. // Bull. Univ. Texas, ser. 20.1911. Vol. 194. P. 5—24.

Bocquet G. The campylotropous ovule // Phytomorphology. 1959. Vol. 9. N 3. P. 222—227.

Bocquet G., Bersier J. D. La valeur systématique de l'ovule: Développements tèratologique // Arch. Sci. (Geneva). 1960. Vol. 13. P. 475—496.

Boesewinkel F. D., Bouman F. Integument initiation on *Juglans* and *Pterocarya* // Acta Bot. Neerl. 1967. Vol. 16. N 1. P. 86—101.

Bouman F. Developmental studies of the ovule, integuments, and seed in some angiosperms. Naarden, 1974. 179 p.

Bouman F. The ovule // Embryology of angiosperms. Berlin etc., 1984. P. 123—157.

Bouman F. Structure and functions of the campylotropous ovule // Proc. XIth Int. Symp. «Embryology and seed reproduction», L., 1990. St. Petersburg, 1992. P. 88—89.

Bouman F., Boesewinkel F. D. The campylotropous ovules and seeds, their structure and functions // Bot. Jahrb. Syst. 1991. Bd 113. N 2/3. S. 255—270.

Braun A. Uber Polyembryonie und Keimung von *Coelobogyne.* Ein Nachtrag zu der Abhandlung über Parthenogenesis der Pflanzen // Abh. Kongl. Akad. Wiss. Berlin. Phys. Abh. 1860. S. 107—263.

Brongniart A. Examen de quelques cas de monstruosites végétales propres à eclairer la structure du pistil et l'origine des ovules // Arch. Mus. Hist. Nat. 1844. T. 4. P. 1—59.

Brown R. Miscellaneous botanical works. London, 1866. Vol. 1. 353 p.

Camp W. H., Hubbard M. M. Vascular supply and structure of the ovule and aril in peony and aril in nutmeg // Amer. J. Bot. 1963a. Vol. 50. N 2. P. 174—178.

Camp W. H., Hubbard M. M. On the origin of the ovule and cupule in lyginopterid pteridosperms // Amer. J. Bot. 1963b. Vol. 50. N 2. P. 235—243.

Campbell D. H. The development of the flower and embryo in *Lilaea subulata* // Ann. Bot. 1898. Vol. 12. P. 1—28.

Cave M. S. Sporogenesis and embryo sac development of *Hesperocallis* and *Leucocrinum* in relation to their systematic position // Amer. J. Bot. 1948. Vol. 35. N 6. P. 343—349.

Celakovsky L. Neue Beitrage zur Foliartheorie des Ovulums // Abh. Konigl. Bohm. Ges. Wiss. 1884. Bd 12. N 8. S. 21—42.

Chaloner W. G., Hill A. J., Lacey W. S. First Devonian platyspermic seed and its implications in gymnosperm evolution // Nature. 1977. Vol. 265. P. 233—235.

Collinson M. E. Recent and Tertiary seeds of the *Nymphaeaceae* sensu lato with a revision of *Brasenia ovula* (Brong.) Reid and Chandler // Ann. Bot. 1980. Vol. 46. P. 603—632.

Corner E. J. H. The seeds of dicotyledons. Cambridge etc., 1976. Vol. 1. 311 p.; Vol. 2. 552 p.

Crane P. R. Phylogenetic analysis of seed plants and the origin of angiosperms // Ann. Missouri Bot. Gard. 1985. Vol. 72. N 4. P. 716—793.

Cronquist A. Outline of classification of the living families of seed plants. How to know the seed plants. Dubuque, Iowa: Wm. C. Brown Co, 1979. 139 p.

Dahlgren K. V. O. Die jüngeren Entwicklungsstadien der Samenanlagen von *Typha latifolia* // Svensk Bot. Tidskr. 1918. Bd 12. N 1. S. 207—211.

Davis G. L. Systematic embryology of angiosperms. New York etc., 1966. 528 p.

De Pádua S., Carmello-Guerreiro S. M., Machado S. R. Fruit and seed ontogeny related to the seed behaviour of two tropical species of *Caesalpinia* (*Leguminosae*) // Bot. J. Linn. Soc. 2004. Vol. 146. P. 57—70.

Di Michelle W. A., Davis J. I., Olmstead R. G. Origins of heterospory and the seed habit: the role of heterochrony // Taxon. 1989. Vol. 38. N 1. P. 1—11.

Dottori N. Anatomia reproductive en *Ulmaceae* sensu lato. III. Esporangius, esparogenesis y gametogenesis de *Phyllostylon rhamnoides* y *Celtis tala* // Kurtziana. 1991. Vol. 21. P. 81—110.

Dutt B. S. M. Amaryllidaceae. Symposium on comparative embryology of angiosperms // Bull. Nat. Indian Sci. Acad. 1970. N 41. P. 362—377.

Eames A. Morphology of angiosperms. New York—Toronto—London: McGraw—Hill, 1961. 518 p.

Endress P. K. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge: Univ. Press, 1994. 511 p.

Endress P. K., Igersheim A. Gynoecium diversity and systematics of the *Laurales* // Bot. J. Linn. Soc. 1997. Vol. 125. P. 93—168.

Endress P. K., Igersheim A. Gynoecium diversity and systematics of the basal eudicots // Bot. J. Linn. Soc. 1999. Vol. 130. N 4. P. 305—393.

Gaiser J. C., Robinson-Beers K., Gasser C. S. The *Arabidopsis* SUPERMAN gene mediates asymmetric growth of the outer integument of ovules // Plant Cell. 1995. Vol. 7. P. 333—345.

Gasser C. S., Broadhvest J., Hauser B. A. Genetic analysis of ovule development // Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1998. Vol. 49. P. 1—24.

Fagerlind F. Embryologische, zytologische und bestaubungsexperimentelle Studien in der Familie *Rubiaceae* nebst Bemerkungen über einige Polyploiditatsprobleme // Acta Norti. Berg. 1937. Bd 11. H. 9. S. 195—470.

Fulvio T. E., Cave M. S. Embryology of *Blandfordia nobilis* Smith (*Liliaceae*) with special reference to its taxonomic position // Phytomorphology. 1965. Vol. 14. N 4. P. 487—499.

Galtier J., Rowe N. P. A primitive seed-like structure and its implications for early gymnosperm evolution // Nature. 1989. Vol. 340. N 6230. P. 225—227.

Gillespie W. H., Rothwell G. W., Scheckler S. E. The earliest seeds // Nature. 1981. Vol. 293. P. 462—464.

Goebel K. Organographie der Pflanzen. Jena, 1898—1901. 838 S.

Goebel K. Organographie der Pflanzen. Jena, 1933. 460 S.

Gregoire V. La valeur morphologique des carpelles dans les angiospermes // Bull. Class. Sci. Sér. 5. 1931. T. 17. N 11. P. 1286—1302.

Gurudeva M. R., Somashekar R. K. Development of embryo sac in *Paracautleya bhatti* R. M. Smith. *Zingiberaceae* // Curr. Sci. 1985. Vol. 54. N 19. P. 1009—1010.

Hallier H. L'origine et le systeme phyletique des angiosperms exposes à l'aide de leur arbre genealogique // Arch. Neerl. 1912. T. 2. N 1. P. 146—234.

Heo K., Kimoto Yu., Riveros M., Tobe H. Embryology of *Gomortegaceae* (*Laurales*): characteristics and character evolution // J. Plant Res. 2004. Vol. 117. P. 221—228.

Herr J. M. The origin of the ovule // Amer. J. Bot. 1995. Vol. 82. N 4. P. 547—564.

Herr J. M. On the origin of the ovule: some key events and their impact // Acta Biol. Crac., Ser. Bot. 2000. Vol. 42. N 2. P. 21—30.

Heusser K. Die Entwicklung der generativen Organe von *Himantoglossum hircinum* // Beih. Bot. Centralbl. 1915. Abt. 1. Bd 32. S. 218—277.

Imaichi R., Kato M., Okada H. Morphology of the outer integument in three primitive angiosperm families // Canad. J. Bot. 1995: Vol. 73. P. 1242—1249.

Igersheim A., Endress P. K. Gynoecium diversity and systematics of the *Magnoliales* and winteroids // Bot. J. Linn. Soc. 1997. Vol. 124. P. 213—271.

Igersheim A., Endress P. K. Gynoecium diversity and systematics of the paleoherbs // Bot. J. Linn. Soc. 1998. Vol. 127. P. 289—370.

Igersheim A., Buzgo M., Endress P. K. Gynoecium diversity and systematics in basal monocots // Bot. J. Linn. Soc. 2001. Vol. 136. P. 1—65.

Johri B. M., Ambegaokar K. B., Srivastava P. S. Comparative embryology of angiosperms. Berlin etc., 1992. Vols. 1 and 2. 1221 p.

Kapil R. N., Bhatnagar A. K. Embryological evidence in angiosperm classification and phylogeny // Bot. Jahrb. Syst. 1991. Bd 113. N 2/3. S. 309—338.

Kenrick P., Crane P. The origin and early diversification of land plants: a cladistic study. Washington, 1997.

Kershaw E. M. The structure and development of the ovule of *Myrica gale* // Ann. Bot. 1909a. Vol. 23. N 91. P. 353—362.

Kershaw E. M. Futher observations on the structure of the ovule of *Myricaceae* and allied groups // Ann. Bot. 1909b. Vol. 23. N 92. P. 692.

Leinfellner W. Der Bauplan des synkarpen Gynözeums // Österr. Bot. Zeitschr. 1950. Bd 97. H. 3—5. S. 403—436.

Leinfellner W. Die basilare Plazenta von *Plumbago capensis* // Österr. Bot. Zeitschr. 1953. Bd 100. H. 3. S. 426—429.

Leroy J. E. De l'existence d'un tube micropylaire tégumentaire chez une Juglandale et de l'origine des angiospermes // C. r. Acad. Sci. Paris. 1950. T. 230. P. 857—859.

Leroy J. E. Étude sur les *Juglandaceae.* À la recherché d'une conception morphologique de la fleur femelle et du fruit // Mém. Mus. Nat. Hist. Natur., Sér. B., Bot. 1954. T. 6. P. 1—246.

Long A. G. Some lower carboniferous fructifications from Berwickshire, together with a theoretical account of the evolution of ovules, cupules and carpels // Transact. Royal Soc. Edinburgh. 1966. Vol. 66. P. 345—375.

MacDonald A. D., Sattler R. Floral development of *Myrica gale* and the controversy over floral concepts // Canad. J. Bot. 1973. Vol. 51. N 10. P. 1965—1976.

Maheshwari P. An introduction to the embryology of angiosperms. New York, 1950. 453 p.

Mangenot G. L'evolution de l'ovule, du pistil et du fruit // Ann. Biol. 1952. Vol. 28. N 7—8. P. 149—162.

Matsui M., Imaichi R., Rato V. Ovular development and morphology of some *Magnoliaceae* species // J. Plant Res. 1993. Vol. 106. P. 297—304.

Matthews M. L., Endress P. K. Comparative floral structure and systematics in *Cucurbitales* (*Corynocarpaceae*, *Coriariaceae*, *Tetramelaceae*, *Datiscaceae*, *Begoniaceae*, *Cucurbitaceae*, *Anisophylleaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 2004. Vol. 145. P. 129—185.

Matthews M. L., Endress P. K. Comparative floral structure and systematics in *Grossosomatales* (*Grossosomataceae*, *Stachyuraceae*, *Staphyleaceae*, *Aphloiaceae*, *Geissolomataceae*, *Ixerbaceae*, *Strasburgeriaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 2005. Vol. 147. N 1. P. 1—46.

Meeuse A. D. From ovule to ovary: A contribution to the phylogeny of the megasporangium // Acta Biotheor. 1963. Vol. 16. N 2. P. 127—182.

Meeuse A. D. The bitegmic spermatophytic ovule and the cupule — A reconsideration of the socalled pseudo-monomerous ovary // Acta Bot. Neerl. 1964a. Vol. 13. N 1. P. 97—112.

Meeuse A. D. The angiospermous ovule as a clue to the origin of the flowering plants // Proc. X Intern. Bot. Congr. Edinburgh. 1964b. P. 21—22.

Meeuse A. D., Bouman F. The inner integument — its probable origin and homology // Acta Bot. Neerl. 1974. Vol. 23. N 3. P. 237—249.

Meeuse A. D., Huthuesen J. The structure of the pistil of *Enhelhardia spicata* (*Juglandaceae*) and its phylogenetic significance // Acta Bot. Neerl. 1964. Vol. 13. N 2. P. 352—366.

Meyen S. V. Fundamentals of paleobotany. London; New York, 1987. 432 p.

Meyen S. V. Origin of the angiosperm gynoecium by gamoheterotopy // Bt. J. Linn. Soc. 1988. Vol. 97. N 2. P. 171—178.

Mirbel C. F. B. Nouvelles recherches sur la structure et les développements de l'ovule végétale // Ann. Sci. Nat. Bot. 1829. T. 17. P. 302—318.

Modrusan Z., Reiser L., Feldmann K. A., Fisher R. L., Haugh G. W. Homeotic transformation of ovules into carpel-like structures in *Arabidopsis* // Plant Cell. 1994. Vol. 6. P. 333—349.

Moeliono B. M. Cauline or carpellary placentation among dicotyledons (Axis-borne versus leaf-borne ovules). Assen, 1970. Vol. 1 and 2. 292 p.

Mohana Rao P. R. Nutmeg seed, its morphology and developmental anatomy // Phytomorphology. 1974. Vol. 24. N 3—4. P. 262—273.

Narasimhamurthy S. K. The life history of *Ottelia alismoides* // Proc. Indian Acad. Sci. 1935. Vol. 2. N 1. P. 59—66.

Netolitzky F. Die Anatomie der Angiospermen-Samen. Berlin, 1926. 364 S.

Oliver F. W. The ovules of the older gymnosperms // Ann. Bot. 1903. Vol. 17. N 67. P. 451—476.

Oliver F. W. On *Physostoma elegans* Williamson, an archaic type of seed from the Palaeozoic rocks // Ann. Bot. 1909. Vol. 23. P. 73—116.

Oliver F. W., Scott D. H. On the structure of the Palaeozoic seed *Lagenostoma lomaxi*, with a statement of the evidence upon which it is referred to *Lyginodendron* // Philosoph. Transact. Royal Soc. London. 1904. Vol. 197B. P. 193—247.

Panchaksharappa M. G. Embryological studies in some members of the *Zingiberaceae* // Plant embryology. A symposium. CSIR, New Dehli, 1962. P. 224—238.

Pant D. D. Evolutionary significance of ancient seeds and cupules // Current concepts in seed biology. Calcutta, 1992. P. 21—29.

Parameswaran N. A contribution to the embryology of *Theriophonum minutum* Engl. // Proc. Indian Acad. Sci. 1959. Vol. 50. N 1. P. 15—25.

Payer J. B. Traite d'organogenie comparée de la fleur. Paris, 1857. T. 1, 2.785 p.

Prantl K. Untersuchungen zur Morphologie der Gefasskryptogamen // Flora. 1875. H 1. S. 1—73.

Puri V. Floral anatomy in relation to taxonomy // Agra Univ. J. Res. 1952. Vol. 1. P. 15—35.

Puri V. The angiosperm ovule // Proc. 57th Indian Sci. Congr. Kharagpur, 1970. P. 1—36.

Raju M. V. Morphology and anatomy of *Saururaceae*. I. Floral anatomy and embryology // Ann. Missouri Bot. Gard. 1961. Vol. 48. N 2. P. 107—124.

Rembert D. H. Ovule ontogeny, megasporogenesis, and early gametogenesis in *Trifolium repens* (*Papilionaceae*) // Amer. J. Bot. Vol. 44. P. 483—488.

Sachs J. Lerbuch der Botanic nach dem gegenwartigen Stand der Wissenschaft. Leipzig, 1874. 928 S.

Saint-Hilaire A. de. Leçons de botanique comprenant principalement la morphologie vegetale, la terminologie, la botanique comparée, l'examen de la valeur des caracteres dans les diverses familles naturelles. Paris, 1841. 930 p.

Sastri R. L. N. Structure and development of nutmeg seeds // Curr. Sci. 1955. Vol. 24. N 5. P. 172—173.

Sastri R. L. N. Studies in *Lauraceae*. III. Embryology of *Cassytha* // Bot. Gaz. 1962. Vol. 123. N 3. P. 197—206.

Sato Y. Embryological studies of some cornaceous plants // Sci. Rept. Tôhoku Univ. Ser. 4 (Biol.) 1976. Vol. 37. N 2. P. 117—130.

Scheckler S. E. Seed plant diversity in the Late Devonian (Fammenian) // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 72. P. 900—906.

Schleiden M. Uber die Bildung des Eichens und Entstehung des Embryos bei den Phanerogamen // Verh. Rais. Leop. Carol. Acad. Natürforsch. 1839. Bd 11. S. 27—58.

Schleiden M. Grundzuge der wissenschaftlischen Botanik nebst einer methodologischen Einleitung als Anleitung zum Studium der Pflanze. T. 2. Morphologie. Organologie. Leipzig, 1843. 564 S.

Schmitz F. Die Blüten-Entwicklung der Piperaceen // Hanstein' Bot. Abh. 1872. Bd 2. S. 1—74.

Schnarf K. Embryologie der Angiospermen. Berlin, 1929. 689 S.

Schneitz K. The genetic analysis of ovule development // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 2000. Т. 3. С. 370—378.

Schneitz K., Hulskamp M., Pruitt R. E. Wild-type development in *Arabidopsis thaliana*: light microscope study of cleared whole-mount tissue // Plant J. 1995. Vol. 7. N 5. P. 731—749.

Scott D. H., Maslen A. J. The structure of palaeozoic seeds, *Trigonocarpus Parkinsoni* Brongniart, and *Trigonocarpus Veri*, sp. nov. I // Ann. Bot. 1907. Vol. 21. N 81. P. 89—134.

Shamrov I. I. The ovule of *Swertia iberica* (*Gentianaceae*): structural and functional aspects // Phytomorphology. 1991. Vol. 41. N 3—4. P. 213—229.

Shamrov I. I. Ovule classification in flowering plants — new approaches and concepts // Bot. Jahrb. Syst. 1998. Vol. 120. N 3. P. 377—407.

Shamrov I. I. The integument of flowering plants: developmental patterns and evolutionary trends // Acta Biol. Crac., Ser. Bot. 2000. Vol. 42. N 2. P. 9—20.

Shamrov I. I. Identity criteria of ovule structures in the light of embryological evidence // Матер. X школы по теоретической морфологии. Киров, 2004. С. 135—140.

Sheridan W. F., Avalkina N. A., Shamrov I. I., Batygina T. B., Golubovskaya I. N. The *mac*1 gene: controlling the commitment to one meiotic pathway in maize // Genetics. 1996. Vol. 142. N 3. P. 1009—1020.

Sood S. K. Gametogenesis, integuments initiation and embryogeny in three species of *Habenaria* (*Orchidaceae, Orchideae*) // Proc. Indian Acad. Sci. 1986. Vol. 96. N 6. P. 487—494.

Stebbins G. L. Flowering plants. Evolution above the species level. Cambridge, 1974. 380 p.

Stefureac I. I., Tâbâcaru C. Certains aspects de l'embriologie chez le noyer en relation avec la famille des *Juglandaceae* // Rev. Roum. Biol. Sér. Biol. Végét. 1982. T. 27. N 2. P.

Stenar H. Zur Embryologie der *Agapanthus*-Gruppe // Bot. Notiser. 1933. S. 520—530.

Stenar S. H. Embryologische Studien I und II: I. Zur Embryologie einiger Columniferen. II. Die Embryologie der Amaryllideen: Diss. Upsala, 1925.

Sterling C. The affinities of *Princepa* (*Rosaceae*) // Amer. J. Bot. 1963. Vol. 50. N 7. P. 765—783.

Stopes M. On the double nature of the cycadean integument // Ann. Bot. 1905. Vol. 19. N 13. P. 561—566.

Strasburger E. Die Angiospermen und die Gymnospermen. Jena, 1879. 173 S.

Takaso T., Bouman F. Ovule ontogeny and seed development in *Potamogeton natans* (L.) (*Potamogetonaceae*), with a note of campylotropous ovule // Acta Bot. Neerl. 1984. Vol. 33. N 4. P. 519—533.

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.

Taylor T. N., Millay M. A. Morphological variability of Pennsylvanian *Lyginopteroid* seed ferns // Rev. Palaeobot. Palynol. 1981. Vol. 32. P. 27—62.

Thomas H. H. On the concepts of plant morphology // New Phytol. 1935. Vol. 34. N 2. P. 113—121.

Torshilova A. A., Titova G. E., Batygina T. B. Female reproductive structures and seed development in *Dioscorea nipponica* Makino (*Dioscoreaceae*) // Acta Biol. Cracov, Ser. Bot. 2003. Vol. 45. N 1. P. 149—154.

Troll W. Zur Auffassung des parakarpen Gynaeceums und des coenokarpen Gynaeceums überhaupt // Planta. 1928. Bd 6. H. 2. S. 255—276.

Troll W. Die morphologische Natur der Karpelle // Chronica Bot. 1939. Bd 5. H. 1. S. 38—41.

Umeda A., Imaichi R., Kato M. Ovular development and morphology of the outer integument of *Magnolia grandiflora* (*Magnoliaceae*) // Amer. J. Bot. 1994. Vol. 81. P. 361—367.

Van Haan H. R. M. de. Contribution to the knowledge of the morphological value and phylogeny of ovule and its integuments // Rev. Trav. Bot. Neerl. 1920. T. 17. P. 219—324.

Van Heel W. A. Distally lobed integuments in angiosperm ovules // Blumea. 1970. Vol. 18. N 1. P. 67—70.

Van Heel W. A. The distally lobed inner integument of *Hernandia peltata* Meissn. in DC. (*Hernandiaceae*) // Blumea. 1971. Vol. 19. N 2. P. 147—148.

Van Heel W. A., Bouman F. Notes on early development of the integuments in some *Juglandaceae* together with some general questions on the structure of angiosperm ovules // Blumea. 1972. Vol. 20. N 1. P. 157—159.

Voronova O. N., Shamrov I. I., Batygina T. B. Ovule morphogenesis in normal and mutant *Zea mays* // Acta Biol. Cracov., Ser. Bot. 2003. Vol. 45. N 1. P. 155—160.

Walton J. An ovuliferous fructification of lower carboniferous age from Dunbartonshire // Trans. Royal Soc. Edinburgh. 1949. Vol. 61. Part 3. P. 719—728.

Walton J. L'évolution des téguments et de la protection du sporange // L'Année Biol. Sér. 3. 1952. T. 28. Fasc. 5—6. P. 129—133.

Walton J. Evolution of the ovule in pteridosperms // Adv. Sci. 1953. Vol. 10. P. 223—230.

Warming E. De l'ovule // Ann. Sci. Natur. Bot., Sér. 6. 1878. T. 5. P. 175—266.

Warming E. Observations sur la valeur systematique de l'ovule // Mindeskrift Yapetus Steenstrup, Kobernkavn. 1913. T. 24. P. 1—45.

Wettstein R. Handbuch der systematischen Botanik. Wien, 1934.

White P. R. Studies on the banana: an investigation of the floral morphology and cytology of certain types of the genus *Musa* // Zeitschr. Zellf. Mikr. Anat. 1928. Bd 7. H. 5. S. 673—733.

Wolf F. T. Macrosporogenesis and the development of the embryo sac in *Yucca aloifolia* // Bull. Torrey Bot. Club. 1940. Vol. 67. P. 755—761.

Worsdell W. C. The structure and morphology of the ovule. An historical sketch // Ann. Bot. 1904. Vol. 18. P. 57—86.

Yamada T., Imaichi R., Kato M. Developmental morphology of ovules and seeds of *Nymphaeales* // Amer. J. Bot. 2001. Vol. 88. N 6. P. 963—974.

Yamada T., Imaichi R., Kato M. The outer integument and funicular outgrowth complex in the ovule of *Magnolia grandiflora* (*Magnoliaceae*) // J. Plant Res. 2003. Vol. 116. N 3. P. 189—198.

Zimmermann W. Die Telomtheorie. Stuttgart, 1965. 236 S.

SUMMARY

Problems of ovule evolution have always been the subject of much discussion. The ovule is homologized with the vegetative bud (axial theory), with modified parts of the leaf (phyllome theory) and is regarded as a neoplasm («sui generis» theory). Several theories on ovule origin exist: the indusial, synangial and telomic theory, the nucellus modification concept, the double integument theory, new concept. Differences in these concepts centre on the origin of the integument.

On the basis of paleobotanical data, a hypothetical scheme of evolution of ancestral ovule was proposed. Ancestral orthotropous ovule had a single integument, which was lobed at first and unit then, forming micropyle. Massive nucellus was connected to the integument by a kind of stalk. The chalaza was comprised by only integumental derivatives. It appears that on the base of those ovules by different ways the ovules of extant seed plants have been originated. Among them orthotropous unitegmic ovules of majority gymnosperms, unitegmic (orthotropous in *Juglandaceae*, *Myricaceae* and hemitropous in many *Betulaceae*), and orthotropous bitegmic ovules as well, giving rise to ovules of majority of angiosperms. Time of appearance and nature of the second integument is discussed yet. It would be possible that later transformations of orthotropous bitegmic ovules into anatropous and campylotropous might have occurred by different lineages depending on outer integument structure (annular and semiannular), funiculus developmental degree (funicular, afunicular and sessile ovules) and mutual position of different structures during development (orientation changing of the funiculus in the ovary, the shifting of chalaza, hypostase and vascular bundle). Appearance of unitegmic ovules it should be regarded as subsequent evolutionary stage of bitegmic ovules, accompanying by suppression of one integument development, or by fusion of two integuments into a common structure. The fundamental changes of ovule basic elements happened too. At first, gradual fusion of the nucellar and integumentary bases resulted in the formation of mesochalazal ovules. The major direction was associated with emergence of medionucellate ovules which were distinguished by combination of crassinucellate and tenuinucellate characteristics. The dicots and monocots presumably followed independent developmental pathways.

СООБЩЕНИЯ

УДК 574.522

© **В. А. Лелеткин, Л. И. Попова**

ИЗМЕНЕНИЕ РАЗМЕРОВ И МАССЫ ТАЛЛОМОВ ВИДОВ *RHODOPHYTA* ИЗ ЯПОНСКОГО МОРЯ ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ

V. A. LELETKIN, L. I. POPOVA. THE CHANGE OF THALLUS SIZE AND WEIGHT OF THE *RHODOPHYTA* SPECIES FROM THE SEA OF JAPAN GROWN UNDER ARTIFITIAL CONDITIONS

Институт биологии моря ДВО РАН
690041 Владивосток, ул. Пальчевского, 17
Факс (84232) 31-09-00
E-mail: vladlelet@mail.primorye.ru; vladlelet@stl.ru

Поступила 17.11.2004
Окончательный вариант получен 30.08.2005

В аквариумах содержали по 20—40 талломов разного размера 4 видов багрянок, обитающих в заливе Петра Великого Японского моря, при температуре 6 и 21 °С и освещения 12 ч в сут ФАР интенсивностью 400 мкЕ/($м^2 \cdot с$). Ежедневно измеряли их сырую массу, площадь поверхности и периметр. У *Gracilaria verrucosa*, *Grateloupia turuturu* и *Palmaria stenogona* масса и площадь талломов увеличивались линейно, а их относительный прирост за сутки равномерно снижался. Величина относительного прироста сокращалась с увеличением размеров таллома. У *Mazzaella japonica* в начальный период кривая роста имела S-образный характер, а относительный прирост оставался неизменным и не зависел от размеров таллома. У всех водорослей со временем возрастала величина отношения массы к площади поверхности таллома. Обсуждается возможное влияние формы талломов на характер и темпы их роста.

Ключевые слова: *Gracilaria verrucosa*, *Grateloupia turuturu*, *Palmaria stenogona*, *Mazzaella japonica*, рост, размер, масса, Японское море.

Влияет ли форма таллома водорослей на характер изменения его массы и размеров во времени (кривые роста), а также на абсолютную скорость таких изменений? На основании литературных сведений ответить на этот вопрос не представляется возможным, главным образом потому, что исследования роста слоевища водорослей немногочисленны, а их результаты не могут быть сопоставлены между собой, так как получены для разных типов водорослей или особей разного возраста и при различных условиях обитания (Lovlie, 1964; 1968; Kain, 1976; Хайлов, Парчевский, 1983; Scrosati, Serviere-Zaragoza, 2000; Bulboa; Macchiavello, 2001).

Результаты изучения роста у высших растений и животных также не дают ответа на этот вопрос, несмотря на то что в этой области накоплены значительные экспериментальные и теоретические сведения (Количественные..., 1975; Мина, Клевезаль, 1976; Полевой, 1989). Анализ этих сведений дает основание использовать для решения нашего вопроса методы, применяющиеся при изучении межвидовой аллометрии.

Цель настоящей работы — сравнить в контролируемых условиях закономерности роста разных видов красных макроводорослей, отличающихся морфологически.

Материал и методика

Объектами исследования были 4 вида красных водорослей из залива Петра Великого Японского моря: *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. (Грацилярия бородавчатая), *Palmaria stenogona* Perest. (Пальмария узкоугольная), *Mazzaella japonica* (Mik.) Hommers (Мазелла японская) и *Grateloupia turuturu* Yam. (Грателупия турутуру), различающиеся строением и формой таллома. У грацилярии слоевище цилиндрическое, ветви первого порядка прутовидные, второго — более короткие с заостренной верхушкой (Перестенко, 1994; Клочкова, 1996). Слоевища пальмарии пластинчатые, кожистые, дихотомически или пальчато разветвленные, клиновидно суженные у основания (Клочкова, 1996). У мазеллы слоевище пластинчатое, пластины широколанцетовидные, овально округлые, почковидные, лопасти разветвленных пластин овальные, ланцетовидные (Перестенко, 1994). Слоевище грателупии пластинчатое, линейно-ланцетовидное, плотнохрящеватое или мягкое, слизистое (Перестенко, 1994).

Талломы грацилярии были собраны в месте массового обитания этого вида — в мелководных лагунах на юге Приморья (Скрипцова и др., 2001) в конце октября 2002 г. До февраля следующего года растения содержали в лабораторных условиях с периодической (через 3 дня) сменой воды, при постоянной температуре (15 °С) и освещении 12 ч в сут при интенсивности ФАР 50 мкЕ/(м^2 · с). За 10 дней до начала анализов интенсивность ФАР была увеличена до 400 мкЕ/(м^2 · с), а температура до 21 °С, что соответствовало условиям, близким к оптимальным для роста этого вида (Скрипцова и др., 2001).

Слоевища грателупии, мазеллы и пальмарии были собраны в сублиторали Уссурийского (в бухте Лазурной) и Амурского заливов (в районе станции Чайка) 17 сентября 2002 г., 10 марта и 16 апреля 2003 г. в период массового произрастания этих видов. Температура воды в море в это время была 5—7 и 9—21 °С соответственно датам сбора, а максимальная интенсивность ФАР на поверхности моря — 900—1100 мкЕ/(м^2 · с).

Рост растений изучали в лабораторных условиях при ежедневной смене и постоянной аэрации воды, освещении 12 ч в сут (лампа ДРЛ-700) ФАР с интенсивностью 400 мкЕ/(м^2 · с). Температура воды при содержании грацилярии и грателупии составляла 21 ± 0.5 °С, пальмарии и мазеллы — 6 ± 0.5 °С. Для исследований использовали 20 талломов мазеллы с начальной массой от 25 до 185 мг, 40 талломов пальмарии с начальной массой от 8 до 420 мг, 20 талломов грацилярии с начальной массой от 20 до 470 и 20 талломов грателупии с начальной массой от 40 до 250 мг.

Интенсивность роста оценивали по изменению за сутки массы, длины (у грацилярии под длиной мы понимали сумму линейных размеров ветвей всех порядков, слагающих таллом), периметра и площади поверхности таллома (в дальнейшем площадь таллома), которые измеряли ежедневно для каждого экземпляра по методике, описанной ранее (Лелеткин и др., 2004). Площадь таллома определяли как площадь проекции таллома на плоскость. Использовали настольный сканер фирмы Benq, модель 6678-9WE, сканировали в цвете с разрешением 200 dpi, используя компьютерную программу MiraScan, входящую в комплект поставки сканера. Полученные изображения анализировали стандартными средствами программы Scion Image (Scion corporation, версия 4.02 бета) и определяли площадь и периметр изображений талломов. Различие истинной и регистрируемой площади таллома, обусловленное тем, что его поверхность, как правило, волнистая (Перестенко, 1980), по нашим оценкам, не превышало 7 %.

Для определения площади цилиндрических талломов грацилярии площадь проекции таллома на плоскость умножали на 3.14.

Полученные таким образом данные позволили проследить для каждого таллома изменения массы и размеров за время наблюдения, а также оценить скорость этих изменений (R). Последнюю рассчитывали как величину относительного прироста анализируемого параметра за сутки (в процентах):

$$R = \frac{k_i - k_{i-1}}{k_{i-1}} 100, \tag{1}$$

где k_i — величина параметра на i-й день наблюдения.

Для сравнения видов водорослей между собой сопоставляли их средние характеристики. Средние для вида характеристики на i-й день наблюдения (A_i) рассчитывали по совокупности значений анализируемого параметра для всех (n) талломов, нормированных на величину параметра в день начала наблюдения:

$$A_i = \frac{\sum_n \left(\frac{k_i}{k_1}\right)_n}{n}, \tag{2}$$

где $\left(\frac{k_i}{k_1}\right)_n$ — величина отношения значения параметра в i-й день к значению в первый день наблюдения для n-го таллома.

Результаты

Результаты измерений размерно-весовых характеристик и выполненных расчетов приведены на рис. 1—5 в виде кривых, которые получены путем соединения соседних во времени средних значений параметра прямой линией или представляют собой ортогональный полином второй степени, проведенный по методу наименьших квадратов через совокупность средних значений соответствующего параметра. Анализ данных показал, что сходство и различие в изменениях массы, площади, периметра и длины таллома водорослей разных видов сводятся к следующему.

1. Масса, площадь, периметр (длина у грацилярии) талломов всех видов водорослей увеличивались в течение всего эксперимента (рис. 1, *А*—4, *А*). Увеличение массы и размеров талломов сильно замедлилось или полностью прекратилось через определенное время: у грацилярии через 60 сут, у пальмарии и мазеллы — через 30, а у грателупии — через 10 сут от начала эксперимента. За это время масса и площадь талломов в среднем изменилась в 8 и 5.5 раза у грацилярии (длина в 3.4 раза), в 1.8 и 1.5 раза у пальмарии, 2.4 и 2 раза у мазеллы и в 1.9 и 1.55 раза у грателупии. Однако если сравнивать изменения за первые 10 сут, то масса у этих видов возросла только в 2.2, 1.4, 1.6 и 1.9 раза соответственно, а площадь в 2.1 (длина в 1.6) 1.3, 1.5 и 1.55 раза соответственно.

Оказалось, что темпы роста талломов разных видов в первые 10 сут наблюдений различаются не более чем в 1.6 раза. Если сравнивать талломы, растущие при равной температуре (грацилярия—грателупия, пальмария—мазелла), то различия еще меньше — в 1.15 раза по массе и в 1.35 раза по площади. При этом темпы увеличения массы и площади у растений при одинаковой температуре в первые 5 сут наблюдения были близкими, различия между видами не превышали 1.2 раза.

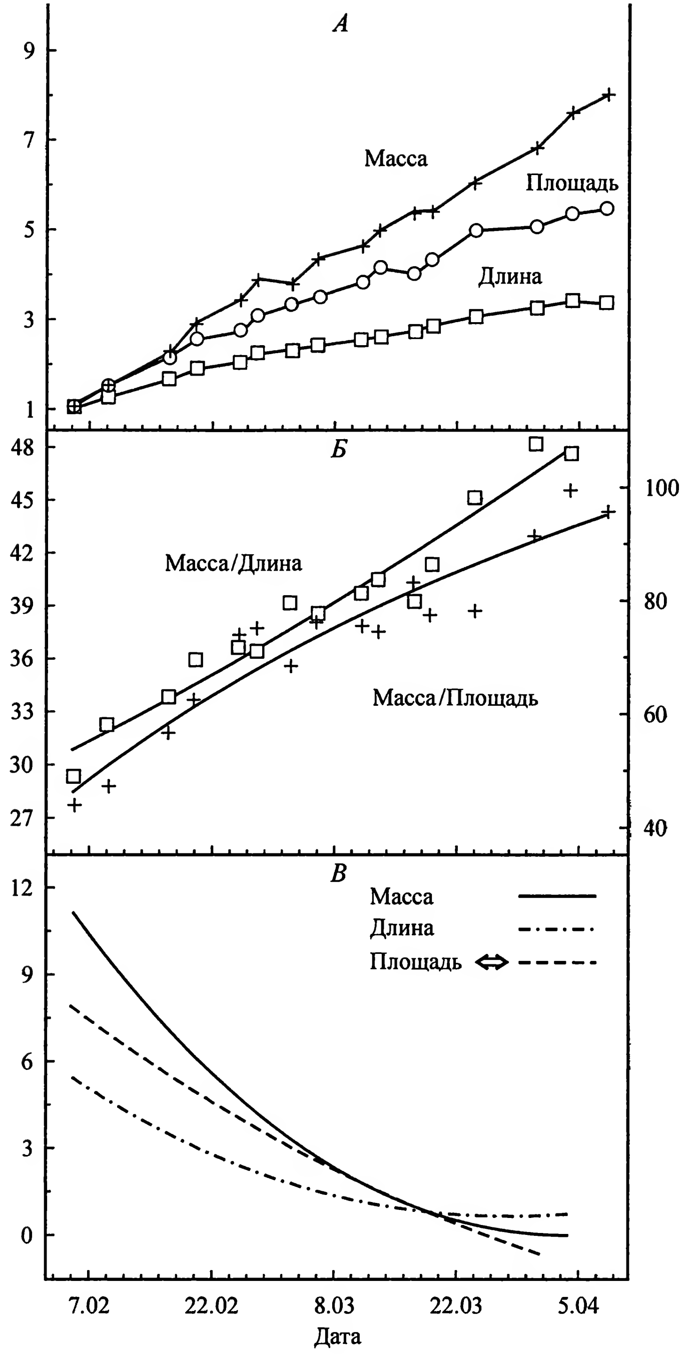


Рис. 1. Изменение размерно-весовых характеристик и скорость роста талломов *Gracilaria gracilis* (n = 20).

По оси ординат: *А* — средние значения нормированной (на величину в первый день наблюдения) массы, площади поверхности и длины талломов; *Б* — изменение средней величины отношения массы таллома к площади его поверхности (крест), мг/см^2 и к длине (квадрат), мг/см (кривые — ортогональный полином второй степени); *В* — изменение средней скорости роста массы, площади и длины талломов за сутки, % (кривые — ортогональный полином второй степени).

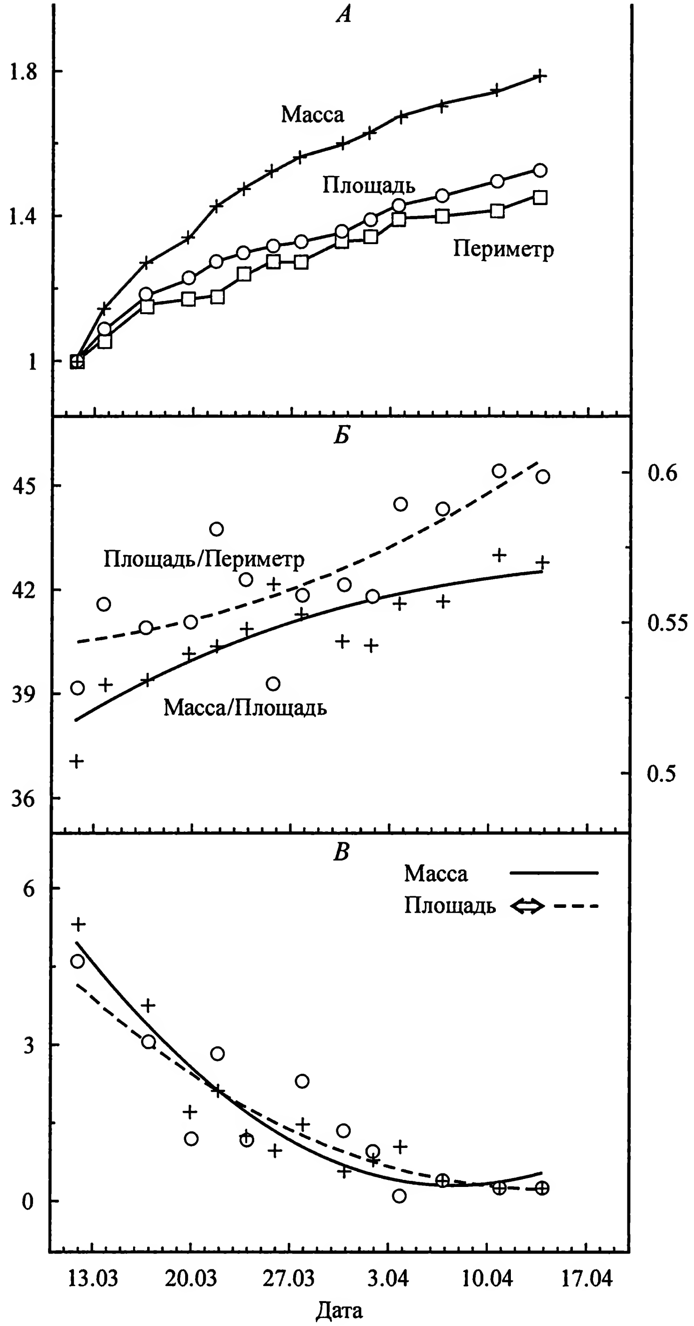


Рис. 2. Изменение размерно-весовых характеристик и скорость роста талломов *Palmaria stenogona* (n = 40).

Обозначения те же, что и на рис. 1.

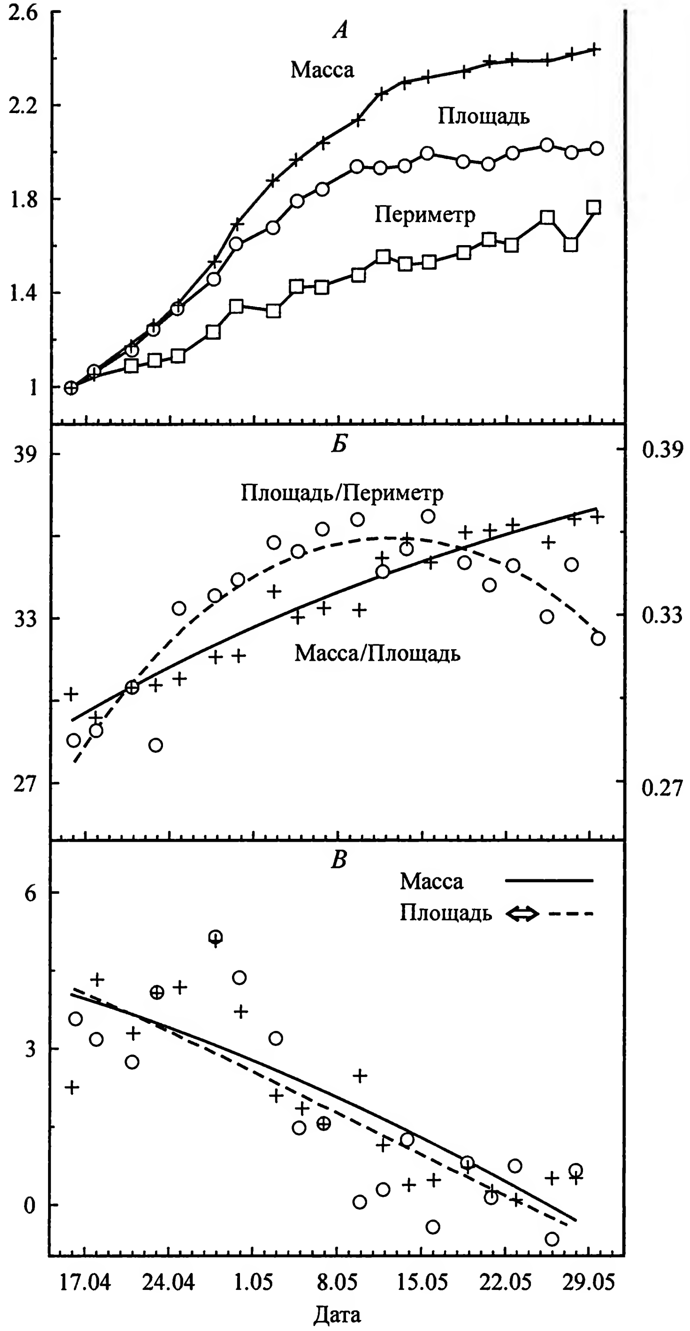


Рис. 3. Изменение размерно-весовых характеристик и скорость роста талломов *Mazzaella japonica* (n = 20).

Обозначения те же, что и на рис. 1.

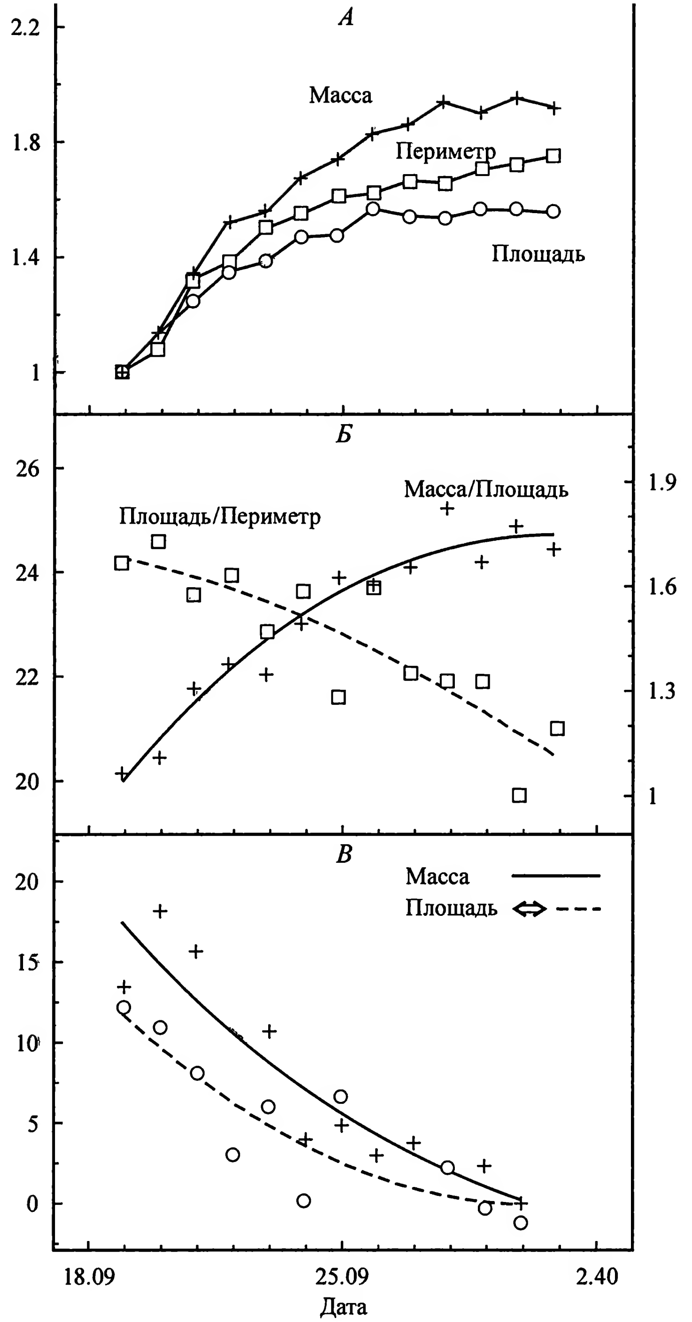


Рис. 4. Изменение размерно-весовых характеристик и скорость роста талломов *Grateloupia turuturu* (n = 20).

Обозначения те же, что и на рис. 1.

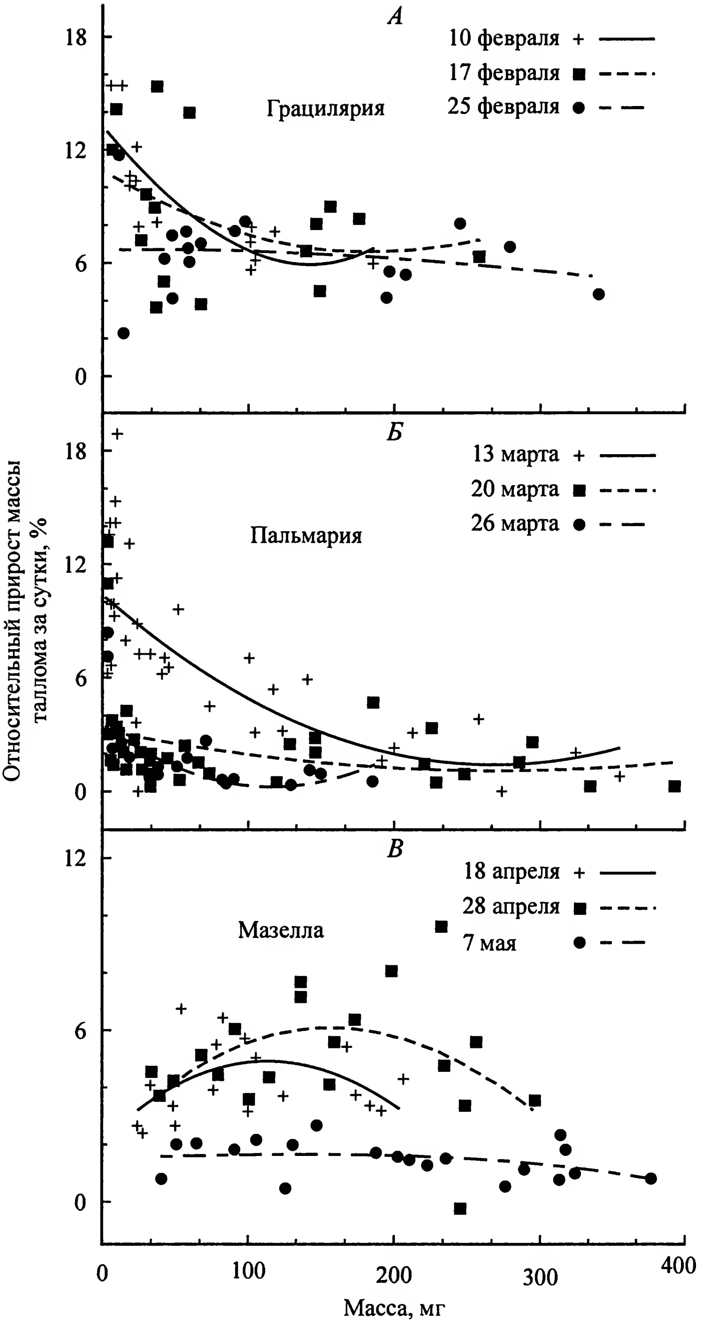


Рис. 5. Зависимость скорости роста талломов 3 видов водорослей от их массы в разное время.

По оси ординат — относительный прирост массы таллома за сутки, %. По оси абсцисс — масса, мг.

2. Рост массы талломов всех видов после нескольких суток от начала эксперимента опережал рост их площади (рис. 1, *А*—4, *А*). В результате удельная масса (отношение сырой массы таллома к его площади) увеличивалась равномерно (рис. 1, *Б*—4, *Б*). У грацилярии, грателупии, мазеллы и пальмарии за время наблюдений удельная масса возросла в 1.6, 1.21, 1.21 и 1.29 раза соответственно. Так как изменения удельной массы относительно невелики, водоросли можно сравнить по средней величине этого параметра. У перечисленных видов удельная масса в среднем составляла 34.5 ± 9.8, 23.2 ± 1.6, 33.6 ± 4.9 и 40.8 ± 2.9 мг · см^2 соответственно.

За исключением грателупии, у всех видов увеличение периметра таллома (или длины таллома для грацилярии) отставало от роста массы и площади слоевища (рис. 1, *Б*—4, *Б*). Соответственно возрастала величина отношения площади к периметру. Это означает, что с увеличением размеров края таллома выпрямлялись или увеличивался диаметр ветвей (у грацилярии). Увеличение диаметра ветвей косвенно подтверждается возрастанием массы одного погонного сантиметра таллома (рис. 1, *Б*). У мазеллы рост площади таллома остановился примерно через 30 сут, а периметр продолжал увеличиваться, что привело к уменьшению величины отношения этих параметров в конце периода наблюдения.

У грателупии периметр таллома увеличивался быстрее его площади и величина отношения площади к периметру уменьшалась со временем. При ланцетовидной форме таллома это возможно, если его край становится рассеченным, а на его поверхности возникают дополнительные перфорации. Анализ отсканированных изображений талломов водорослей показал, что именно такие изменения происходили у большинства растущих талломов грателупии.

3. У грацилярии, пальмарии и грателупии форма кривой изменения массы, площади (длины) и периметра талломов (рис. 1, *В*—4, *В*) не соответствует росту «по принципу сложных процентов» — экспоненциально, с постоянной относительной скоростью (Мина, Клевезаль, 1976) или, как его еще называют, самоускоряющемуся росту (Количественные..., 1975). Начальный восходящий участок кривых роста этих видов наилучшим образом описывается линейной функцией (рис. 1, *А*, 2, *А*, 4, *А*). Следовательно, относительная скорость роста массы и размеров талломов уменьшалась в течение эксперимента (рис. 1, *В*, 2, В, 4, *В*).

У грацилярии скорость роста линейно уменьшалась в течение всех 60 сут вплоть до остановки роста. У пальмарии и грателупии после начального линейного роста масса и размеры возрастали нелинейно, равномерно приближаясь к максимальному значению соответствующего параметра.

Мазелла от остальных видов отличалась нелинейностью кривых роста на начальном участке (рис. 3, *В*). В первые 2 недели наблюдения увеличение массы и площади талломов соответствовало представлению о самоускоряющемся росте. В этот промежуток времени относительный суточный прирост массы оставался примерно на одном уровне. Относительная стабильность скорости роста отразилась и в форме аппроксимирующей кривой (рис. 3, *В*) — полого спадающая линия с положительной кривизной, что отличается от результатов, полученных для других видов водорослей. Рост площади талломов в первые 2 недели также происходил с близкой относительной скоростью.

4. Установление связи между размерами организма и относительной скоростью его роста — одна из задач аллометрии. В отношении объектов нашего исследования остается нерешенным сходный с этой задачей вопрос: зависит ли относительный прирост таллома от его массы?

Для решения этого вопроса мы использовали 2 методических подхода. Во-первых, графически сопоставили относительные скорости роста разноразмерных тал-

Величина коэффициента детерминации
при экспоненциальной и полиномиальной зависимостях между массой
и относительным приростом талломов разных видов водорослей

Тип зависимости	Вид водорослей и дата измерения			
	грацилярия 10.02	грателупия 21.09	пальмария 13.03	мазелла 10.04
Экспоненциальная	0.82	0.68	0.51	0.21
Полиномиальная	0.68	0.6	0.47	0.21

ломов в один и тот же день (рис. 5). Во-вторых, используя аналитические выражения для кривых, аппроксимирующих зависимость скорости роста от массы: ортогональный полином второй степени и экспоненциальная зависимость вида

$$R = a \cdot e^{-\left(\frac{K-h}{c}\right)^2} + d, \qquad (3)$$

где a, b, c, d — константы, рассчитали коэффициент зависимости изменения относительного прироста от массы (Лакин, 1990). Расчеты были выполнены с помощью программы Statistica (версия 5.1, любезно предоставлена лицензированным пользователем А. И. Пудовкиным). Результаты расчетов приведены в таблице.

Анализ аппроксимирующих кривых показывает, что в первые несколько суток относительная скорость роста слоевища изменялась вместе с изменением его массы. У грацилярии, пальмарии и грателупии (данные на рисунке не приведены) скорость понижалась с увеличением массы примерно так же, как и при продолжительном росте талломов (рис. 1, *В*, 2, *В*, 4, *В*). Судя по форме аппроксимирующей кривой, у мазеллы в первые 2 недели быстрее других росли особи со средними по массе талломами (рис. 5, *В*). По прошествии 1—2 недель талломы всех размеров имели примерно равный относительный суточный прирост массы.

Существование зависимости между величиной относительного прироста и массой таллома отчасти подтверждается расчетами коэффициента детерминации изменения этих признаков. У 3 исследованных видов связь достаточно выраженная как при использовании полиномиальной, так и особенно экспоненциальной зависимостей между массой и приростом (см. таблицу). На основании этого можно заключить, что у грацилярии, пальмарии и грателупии относительная скорость роста талломов зависела от их массы. У мазеллы, несмотря на сложный характер аппроксимирующей кривой (рис. 5, *В*), наблюдаемые различия относительного прироста у разноразмерных талломов слабо связаны с различиями в их массе.

Обсуждение

3 вида багрянок росли линейно в разное время. Ранее линейный рост в течение месяца мы наблюдали у зеленой водоросли *Ulva fenestrata* (Лелеткин и др., 2004) и нашли этому объяснение в одновременном присутствии в талломе нескольких поколений клеток, отличающихся способностью к делению и репродукции.

У багрянок линейный рост можно объяснить тем, что количество клеток меристемы в слоевище остается постоянным в течение относительно продолжительных промежутков времени. Как следствие этого, доля клеток меристемы от общего числа клеток таллома должна уменьшаться вместе с ростом слоевища, что, в свою очередь, обусловливает уменьшение относительной скорости роста водоросли вместе с увеличением массы организма.

Понижение темпов роста с увеличением размеров талломов *Palmaria palmata* в естественных условиях обитания отмечено в работе испанских исследователей (Faes, Viejo, 2003). Авторы утверждают, что скорость роста водорослей не зависит от стадии их развития и возраста, а определяется единственно размерами слоевища. Ранее такой же вывод был сделан для бурой водоросли *Fucus distichus* (Ang, 1991).

Более высокий относительный прирост талломов с небольшой массой у 3 исследованных нами видов багрянок совпадает с явлением «эврифинальности» роста животных, которое характеризует зависимость скорости роста от массы особи, обеспечивающую «сближение по размерам» совместно произрастающих организмов разной массы. Понятие «эврифинальности» шире, чем «компенсация роста», и включает в себя последнее (детально см.: Мина, Клевезаль, 1976, стр. 200).

Исходя из этих понятий, выравнивание со временем скорости роста талломов разной массы можно рассматривать, с одной стороны, как результат увеличения размеров у всей совокупности исследуемых растений и как следствие их старения — с другой.

Самоускоряющийся рост мазеллы в начальный период наблюдения свидетельствует о пропорциональном росту таллома увеличении числа клеток меристемы в этот промежуток времени. Так как относительное содержание клеток меристемы остается какое-то время постоянным, относительная скорость роста, в свою очередь, не зависит от массы слоевища. Понижение относительной скорости роста со временем обусловлено преимущественно изменением физиологического состояния растений при старении (Faes, Viejo, 2003).

Общим для исследованных видов багрянок является увеличение отношения массы к площади поверхности талломов в процессе роста (рис. 1, *Б*—4, *Б*). Хотя в целом изменения удельной массы невелики (60 % у грацилярии и 25 % в среднем у видов с пластинчатым талломом), они указывают на рост диаметра ветвей и толщины таллома вместе с увеличением его размеров.

Эти данные противоречат сведениям об относительном постоянстве удельной массы слоевищ нескольких видов красных водорослей, в том числе *Mazzaella cornucopiae*, произрастающих в естественных зарослях (Scrosati, 1996; Scrosati, Serviere-Zaragoza, 2000).

Возможно, это связано с разными условиями произрастания водорослей. Волновое воздействие в сочетании с периодическим осушением на литорали способствует закреплению здесь растений, способных противостоять турбулентностям и переносить высокие температуру и уровень инсоляции (Lorenz et al., 1997; Scrosati, DeWreede, 1998; Pakker et al., 2000; Poll et al., 2001). Наилучшим образом такие свойства реализуются в сообществах макрофитов с высокой плотностью особей, удельная масса которых невелика, тогда как суммарная масса на единицу объема соизмерима с сообществами наземных растений (Kloser et al., 1996; Shaughnessy et al., 1996; Scrosati, 2000). Понятно, что в лабораторных условиях подобные неблагоприятные воздействия устранены, и рост удельной массы растений можно рассматривать как свойство отдельно растущих талломов.

Мазелла и пальмария отличались относительно небольшой скоростью роста — максимальный суточный прирост массы составлял не более 5 %, что значительно ниже, чем у грателупии и грацилярии (17 и 11 % соответственно). Возможно, различия связаны с различным температурным режимом выращивания. Так как мазелла и пальмария не произрастают массово при температуре 21 °С, маловероятно, что скорость их роста в естественных условиях обитания должна быть в несколько раз выше. Во всяком случае, увеличение массы талломов близкородственного вида *Palmaria palmata* в благоприятный период роста в море не превышало 1.5—2 %

в сутки (Faes, Viejo, 2003). Для мазеллы сведений о скорости роста *in situ* в литературе нам найти не удалось. Таким образом, наблюдаемые нами относительные приросты показывают свойственную видам способность синтезировать биомассу.

Между тем можно предположить, что относительно низкие темпы роста и отличающийся от остальных видов характер изменения массы и размеров талломов мазеллы в какой-то степени связаны с их формой. Такое предположение основывается на двух экспериментальных фактах. Во-первых, есть виды, быстрорастущие при пониженной температуре, например ламинариевые водоросли (Luning, 1975; Sakanishi et al., 1990). Следовательно, сама по себе температура не может быть причиной пониженной способности к образованию биомассы. Во-вторых, форма талломов мазеллы сложнее, чем у двух других исследованных видов (Перестенко, 1994). Этот вид характеризуется слабой зависимостью относительного прироста таллома от массы, что свидетельствует о формировании меристемы вместе с ростом ткани. Возможно, образование меристемы в различных участках таллома необходимо для образования сложной формы, а меристема, локализованная в определенном месте слоевища, может обеспечить только его линейный рост (как у грацилярии, грателупии и пальмарии).

Таким образом, на основании полученных нами данных можно предположить, что характер и темпы роста багрянок зависят от формы их таллома. Однако ответить на вопрос о характере такой зависимости в настоящее время не представляется возможным отчасти потому, что не существует количественной характеристики формы, на основании которой можно было бы сопоставить талломы с разной морфологией.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Клочкова Н. Г. Флора водорослей-макрофитов Татарского пролива и особенности ее формирования. Владивосток, 1996. 291 с.

Количественные аспекты роста организмов. М., 1975. 292 с.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1990. 352 с.

Лелеткин В. А., Дюкарева Е. В., Попова Л. И., Скрипцова А. В. Изменение массы и размеров талломов морской зеленой водоросли *Ulva fenestrata* при содержании в искусственных условиях // Биол. моря. 2004. № 5. С. 393—402.

Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных (анализ на уровне организма). М., 1976. 291 с.

Перестенко Л. П. Красные водоросли дальневосточных морей России. СПб., 1994. 331 с.

Полевой В. В. Физиология растений. М., 1989. 464 с.

Скрипцова А. В., Титлянов Э. А., Титлянова Т. В. Красные водоросли рода *Gracilaria* на юге Дальнего Востока России // Биол. моря. 2001. № 6. С. 385—398.

Хайлов К. М., Парчевский В. П. Иерархическая регуляция структуры и функции морских растений. Киев, 1983. 254 с.

Ang P. O. J. Age and size-dependent growth and mortality in a population of *Fucus distichus* // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1991. Vol. 78. P. 173—187.

Bulboa C. R., Macchiavello J. E. The effects of light and temperature on different phases of the life cycle in the carrageenan producing alga *Chondracanthus chamissoi* (*Rhodophyta*, *Gigartinales*) // Bot. Mar. 2001. Vol. 44. P. 371—374.

Faes V. A., Viejo R. M. Structure and dynamics of a population of *Palmaria palmata* (*Rhodophyta*) in Northern Spain // J. Phycol. 2003. Vol. 39. P. 1038—1049.

Kain J. M. (mrs N. S. Jones). The biology of *Laminaria hyperborea*. IX. Growth pattern of fronds // J. mar. biol. Ass. U. K. 1976. Vol. 56. P. 603—628.

Kloser H., Quartino M. L., Wiencke C. Distribution of macroalgae and macroalgal communities in gradients of physical conditions in Potter Cove, King George Island, Antarctica // Hydrobiologia. 1996. Vol. 333. P. 1—17.

Lorenz M., Schubert H., Forster R. M. In vitro- and in vivo effects of ultraviolet-B radiation on the energy transfer in phycobilisomes // Photosynthetica. 1997. Vol. 33. P. 517—527.

Lovlie A. Genetic control of division rate and morphogenesis in *Ulva mutabilis* Foyn // C. R. Trav. Lab. Carlsberg. 1964. Vol. 32. N 2. P. 77—168.

Lovlie A. On the use of a multicellular alga (*Ulva mutabilis* Foyn) in the study of general aspects of growth and determination // Nyll. Mag. Zool. 1968. Vol. 16. P. 39—49.

Luning K., Dring M. J. Reproduction, Growth and Photosynthesis of Gametophytes of *Laminaria saccharina* Grown in Blue and Red Light // Marine Biology. 1975. Vol. 29. P. 195—200.

Pakker H., Martins R. S. T., Boelen P. et al. Effects of temperature on the photoreactivation of ultraviolet-B-induced DNA damage in *Palmaria palmata* (*Rhodophyta*) // J. Phycol. 2000. Vol. 36. P. 334—341.

Poll W. H., Eggert A., Buma A. G. J., Breeman A. M. Effects of UV-B-induced DNA damage and photoinhibition on growth of temperate marine red macrophytes: Habitat-related differences in UV-B tolerance // J. Phycol. 2001. Vol. 37. P. 330—347.

Sakanishi Y., Yokohama Y., Aruga Y. Seasonal changes in photosynthetic capacity of *Laminaria longissima* Miyabe (*Phaeophyta*) // Jpn. J. Phycol. 1990. Vol. 38. P. 147—153.

Scrosati R. The relationship between stand biomass and frond density in the clonal alga *Mazzaella cornucopiae* (*Rhodophyta*, *Gigartinaceae*) // Hydrobiologia. 1996. Vol. 327. P. 259—265.

Scrosati R. The interspecific biomass-density relationship for terrestrial plants: where do clonal red seaweeds stand and why? // Ecology Letters. 2000. Vol. 3. P. 191—197.

Scrosati R., DeWreede R. E. The impact of frond crowding on frond bleaching in the clonal intertidal alga *Mazzaella cornucopiae* (*Rhodophyta*, *Gigartinaceae*) from British Columbia, Canada // J. Phycol. 1998. Vol. 34. P. 228—232.

Scrosati R., Serviere-Zaragoza E. Ramet dynamics for the clonal seaweed *Pterocladiella capillacea* (*Rhodophyta*): A comparison with *Chondrus crispus* and with *Mazzaella cornucopiae* (*Gigartinales*) // J. Phycol. 2000. Vol. 36. P. 1061—1068.

Shaughnessy F. J., DeWreede R. E., Bell E. C. Consequences of morphology and tissue strength to blade survivorship of two closely related *Rhodophyta* species // Vfr. Ecol. Prog Ser. 1996. Vol. 136. P. 257—266.

SUMMARY

The thalli of four species of marine red algae from the Sea of Japan (20—40 thalli of different size of each species) were cultivated in tanks under 6 °C and 21 °C and dark to light period ratio 12/12 (intensity of PFD 400 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$). The fresh weight, thallus area, and perimeter were measured every day. The weight and area of *Gracilaria verrucosa*, *Grateloupia turuturu* and *Palmaria stenogona* thalli increased linearly, and related growth rate decreased with time. The related growth rate was inversely related to the thallus weight. The growth curve for *Mazzaella japonica* had nonlinear character at the beginning period, and related growth rate was constant and independent from weight of thallus. The ratio of thallus weight to area increased with time for all the species. The influence of thallus shape on growth curve character and growth rate is discussed.

УДК 582.26; 58.02; 582.542.1 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 11

© Л. З. Асфандиярова, Г. Г. Кузяхметов

ВЛИЯНИЕ ФИТОГЕННОГО ПОЛЯ *MEDICAGO SATIVA* НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПОЧВЕННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

L. Z. ASFANDIYAROVA, G. G. KUZYAKHMETOV. THE INFLUENCE OF *MEDICAGO SATIVA* PHYTOGENOUS FIELD ON SOIL ALGAE DISTRIBUTION

Башкирский государственный университет
450074 Уфа, ул. Фрунзе, 32
E-mail: aluisa@mail.ru
Поступила 06.06.2005
Окончательный вариант получен 27.01.2006

Рассмотрены особенности группировок водорослей в фитогенном поле *Medicago sativa*. Выявлено влияние растений на численность водорослей, видовую насыщенность, структурно-функциональные особенности альгоценозов. Рассчитаны показатели индекса энтропии по Шеннону—Уиверу. Максимальные значения видового богатства и численности получены для зон 0—5 и 10—15 см от стеблей люцерны. На расстоянии 5—10 и 25—30 см (фон) водорослей меньше, за исключением диатомовых, распределение которых не зависит от фитогенного поля растений.

Ключевые слова: почвенные водоросли, жизненные формы, распределение, фитогенное поле, *Medicago sativa*.

Средообразующая роль растений известна давно (Уранов, Михайлова, 1974; Заугольная, Михайлова, 1978; Самойлов, 1983, и др.). Воздействие одних растений на среду, а через нее и на другие растения проявляется в пределах некоторого пространства — «фитогенного поля» (Уранов, 1965). В альгологической литературе приводятся данные о распространении водорослей под кроной деревьев и в межкронном пространстве (Чаплыгина, 1977; Новичкова-Иванова, Чаплыгина, 1979; Metting, Rayburn, 1979; Алексахина, Штина, 1984; Шушуева, 1985; Кузяхметов, 1986; Кузяхметов, Минибаев, 1996 и др.). В лесах наилучшие условия для развития водорослей создаются между кронами деревьев. В приствольных синузиях преобладают одноклеточные и нитчатые зеленые, в направлении от ствола к периферии возрастает биомасса водорослей, достигая максимума в межкронном пространстве.

Влияние травянистых растений на водоросли поверхностного слоя почвы изучено слабо. Имеются данные Ж. Ф. Пивоваровой (1986) о водорослях колымских степей. Изучено действие фитогенных полей степных растений *Festuca valesiaca* и *Stipa pennata* (Кузяхметов, Юдакова, 1987; Кузяхметов, 1989), сосны обыкновенной (Кузяхметов, Минибаев, 1996) на пространственное распределение альгоценозов.

Многие исследователи отмечали наличие определенных группировок водорослей в полях различных сельскохозяйственных культур (Помелова, 1971; Кузяхметов, 2000 и др.). На полях, занятых сельскохозяйственными культурами, формируются альгоценозы, показывающие определяющую роль растения-эдификатора в жизни водорослей.

Целью наших исследований явилось изучение распределения водорослей в пространстве фитогенного поля *Medicago sativa.*

Материал и методика

Исследования проводились на севере Башкортостана в течение июля 2003 г. на люцерновом поле 8-летней вегетации. Почва серая лесная. Район исследования входит в северную лесостепную зону, которая составляет 23 % территории республики. Границей зоны служат: на юго-западе — р. Белая, на северо-западе — р. Кама, на севере — административная граница Удмуртской республики и Пермской обл. (Агроклиматический..., 1959). Она занимает 32.4 тыс. км^2 и представлена преимущественно равниной, местами волнисто-увалистой, с понижением к берегам р. Белой. Северная лесостепная зона подразделяется на 4 агропочвенных округа. Исследованная территория входит в Буйско—Таныпский агропочвенный округ и находится в пределах Прибельской увалисто-волнистой равнины (Башкортостан..., 1996).

В соответствии с подобными исследованиями (Уранов, Михайлова, 1974; Кузяхметов, 1989) почвенные образцы были взяты в фитогенном поле 4 экземпляров *Medicago sativa* в слое 0—1 см на расстоянии 0—5, 5—10, 10—15, 15—20 и 20—25 см от растения. В качестве контроля служили пробы, взятые на расстоянии 25—30 см (фон). Повторность 4-кратная, всего описано 24 почвенных образца. Отбор и анализ проб проводили по общепринятой методике (Голлербах, Штина, 1969; Кузяхметов, Дубовик, 2001).

Учет численности водорослей проводили методом прямого счета. Видовой состав выявляли при помощи чашечных культур со стеклами обрастания и жидких культур — на вытяжке из исследуемой почвы. Идентификацию трудноопределяемых видов проводили путем их выделения в чистые культуры на агаре со средой Громова № 6. Обилие видов в альгосинузиях определяли по интенсивности роста на стеклах обрастания, просматривая их через 18—20 дней культивирования. При этом была использована шкала обилия: *4 балла* — вид встречен на стеклах обрастания в большинстве полей зрения; *3* — вид встречен более чем в 10 полях зрения; *2* — вид встречен в 2—10 полях зрения; *1* — вид встречен в 1 поле зрения или только в одной культуре.

Для характеристики структуры альгоценозов рассчитывали индекс разнообразия Шеннона—Уивера (Н): $H = -\Sigma p_i \cdot \lg p_i$; где p_i — значимость i-го вида (обилие).

Для сравнительного анализа флористических списков использовали коэффициент сходства Съеренсена: $K_c = 2C/(A + B)$, где А — число видов в первой флоре, В — число видов во второй флоре, С — число видов, общих для двух флор.

При анализе разновеликих флор более полную и объективную сравнительную оценку флор можно получить при использовании мер включения (Кузяхметов, 1991), указывающих на полноту включения первой флоры во вторую и второй флоры в первую в паре сравниваемых флор, при этом учитывается и обилие видов. Меры включения вычисляли по следующим формулам:

$$K(A,B) = C/B; \quad K(B,A) = C/A,$$

где K(A,B) — мера включения флоры В во флору А; K(B,A) — мера включения флоры А во флору В.

По всем этим показателям были построены графы отношений сходства и включения с задаваемыми порогами значений коэффициентов.

Результаты и обсуждение

В исследованных нами почвенных образцах под посевами люцерны выявлено 68 видов и внутривидовых таксонов водорослей, из них зеленых — 50 %, синезеленых — 19 %, желтозеленых — 17 %. Немногочисленными были представители диатомовых водорослей — всего обнаружено 9 видов и внутривидовых таксонов (табл. 1). Виды распределились по 10 порядкам, из которых ведущим по числу видов является *Chlorococcales* (26.4 %). С высоким постоянством и обилием в пробах встретились такие виды, как *Chlorococcum infusionum* (Schrank) Menegh., *Chlorella vulgaris* Beijer., *Mychonastes homosphaera* (Skuja) Kalina et Punč и др. Вторая по численности группа — представители порядка *Heterococcales* (10 видов и форм). На стеклах обрастания преимущественное развитие получили *Pleurochloris magna* Boye-Pet и *Chloridella neglecta* (Pasch. et Geitl.) Pasch. Многие виды встречались только в одной пробе и с низким баллом обилия, например *Polyedriella helvetica* Pasch., *Bumilleriopsis brevis* (Gern.) Prinz.

Из синезеленых водорослей наибольшим числом видов (10 таксонов) представлен порядок *Oscillatoriales*. С высоким постоянством встречался типичный для почв вид *Microcoleus vaginatus* (Vauch.) Gom. В серых лесных почвах встречались также 3 вида из порядка *Nostocales* (*Nostoc punctiforme* (Kütz.) Hariot., *Cylindrospermum stagnale* (Kütz.) Born. et Flah., *C. michailovskoënse* Elenk.), которые играют значительную роль в азотном балансе почв, фиксируя атмосферный азот и увеличивая его содержание от 60—70 кг на 1 га за вегетационный период (Кузяхметов, 1986). Высокую встречаемость показали только *C. michailovskoënse* и *Phormidium autumnale* (Ag.) Gom., остальные виды были встречены в небольших количествах и не во всех пробах.

ТАБЛИЦА 1

Таксономическая структура водорослей исследованных почв

	Число видов и внутривидовых таксонов	
	абсолютное	относительное, %
Cyanophyta:	13	19.1
Oscillatoriales	10	14.7
Nostocales	3	4.4
Bacillariophyta:	9	13.2
Raphales	9	13.2
Xanthophyta:	12	17.6
Heterococcales	10	14.7
Tribonematales	2	2.9
Chlorophyta:	34	50.0
Chlamydomonadales	3	4.4
Chlorococcales	18	26.4
Chlorosarcinales	6	8.8
Ulotrichales	6	8.8
Microsporales	1	1.5
Всего	68	100

Порядок *Rhaphales* из диатомовых представлен 9 видами и разновидностями. Самым многочисленным был *Navicula mutica* Kütz., включающий 4 разновидности. Обильно во всех почвах развивались *Hantzschia amphioxys* var. *capitata* O. Müll и *N. mutica* var. *mutica*. Только в одной пробе были найдены *Nitzschia palea* (Kütz.) W. Sm., *Pinnularia borealis* Ehr.

Из зеленых водорослей важное место занимают представители хламидомонадовых, высокую встречаемость в образцах почвы имели *Clamydomonas gloeogama* Korsch. и *C. elliptica* Korsch. Сравнительно большим разнообразием представлены порядки *Ulotrichales* и *Chlorosarcinales*. Из *Ulotrichales* важное место занимают представители родов *Chlorhormidium* и *Ulothrix*. Виды порядков *Ulotrichales* и *Chlamydomonadales*, а также *Tribonematales* развивались в условиях достаточной влаги в почве, что характерно для северных районов Республики Башкортостан (годовое количество осадков составляет 500—550 мм). В исследованных образцах почвы были найдены также виды родов *Tetracystis*, *Chlorosarcinopsis*. Они встречались в почве в небольших количествах.

Выявленные 68 видов водорослей относятся к 8 жизненным формам (табл. 2). По количеству видов лидирующее место занимают Ch-формы — 36.8 %. К этой форме относятся одноклеточные и колониальные зеленые и частично желтозеленые водоросли — *Chlorococcum infusionum* (Schrank) Menegh., *Bracteacoccus minor* (Chodat.) Petrova и др. B-форму составляют диатомовые — подвижные клетки, живущие в самом верхнем слое влажной почвы или в слизи других водорослей. H-форма — нитчатые зеленые и желтозеленые водоросли. B- и H-формы представлены 9 видами каждая, среди них виды родов *Navicula*, *Hantzschia*, *Heterothrix*, *Tribonema* и др. Они являются показателями умеренного увлажнения и характерны для северной лесостепи Башкирского Предуралья (Кузяхметов, 2000). P-форма (нитчатые синезеленые водоросли, не образующие значительной слизи) включает *Phormidium autumnale*, *P. foveolarum* (Mont.) Gom., *Plectonema gracillimum* (Zopf.) Hansg., *Lyngbya martensiana* Menegh. и другие виды, устойчивые к пересыханию почвы, составляя 10.3 %. Одинаковое количество видов (9) C-формы (одноклеточ-

ТАБЛИЦА 2

Состав жизненных форм в альгоценозах люцернового поля

Жизненные формы водорослей	Число видов и внутривидовых таксонов	
	абсолютное	относительное, %
Ch-форма	25	36.8
B-форма	9	13.2
H-форма	9	13.2
P-форма	7	10.3
C-форма	7	10.3
X-форма	5	7.4
M-форма	3	4.4
Cf-форма	3	4.4
Всего	68	100

ные, колониальные или нитчатые формы водорослей, которые могут образовывать обильную слизь) и P-формы объясняется тем, что виды рода *Chlamydomonas* при недостатке влаги могут переходить в пальмеллевидное состояние (Алексахина, Штина, 1984; Кузяхметов, Дубовик, 2001).

В посевах трав со 100%-м проективным покрытием развивались водоросли, представляющие X-форму (5 видов). К данной форме относятся одноклеточные желтозеленые и многие зеленые водоросли, живущие среди почвенных частиц, теневыносливые, но не устойчивые к засухе и экстремальным температурам. M-формы (синезеленые водоросли в виде более или менее слизистых нитей, образующие макроскопические корочки или дерновинки на поверхности почвы, типичным представителем является *Microcoleus vaginatus*) характерны для открытых засушливых местообитаний. Примечательным является присутствие азотфиксирующих видов (роды *Nostoc*, *Anabaena*, *Cylindrospermum*), представляющих Cf-форму (Штина, Голлербах, 1976).

Гидрофильные и амфибиальные виды отсутствуют, что объясняется высокой сухостью поверхностного слоя почвы во время взятия почвенных образцов (июль 2003 г.).

Итак, располагая жизненные формы в порядке убывания числа видов, мы получили следующий спектр жизненных форм: $Ch_{25}B_9H_9P_7X_5M_3Cf_3$.

Одиночные растения люцерны нами были взяты у края люцернового поля. Там же были выделены контрольные точки. Из общего числа выявленных в люцерновом поле видов и внутривидовых таксонов водорослей подавляющее большинство сосредоточено на расстояниях 0—5 и 10—15 см от стеблей люцерны (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Влияние фитогенного поля *Medicago sativa* на видовой состав водорослей

Отделы водорослей	Число видов и внутривидовых таксонов по трансекте						Общее число таксонов
	0—5 см	5—10 см	10—15 см	15—20 см	20—25 см	25—30 см	
Cyanophyta	4	2	8	3	3	7	13
Bacillariophyta	7	4	7	6	7	5	9
Xanthophyta	9	3	3	5	4	3	12
Chlorophyta	16	12	15	13	10	7	34
Всего	36	21	33	27	24	22	68

ТАБЛИЦА 4

Специфические виды водорослей в фитогенном поле

Зоны, см	Специфические виды (баллы обилия)
0—5	*Nitzschia palea* (4), *Cylindrospermum stagnale* (2), *Polydriella helvetica* (1), *Myrmecia bisecta* Reisigl. (1), *Pleurastrum terrestre* Fritsch et John. (1), *Dictyochloris pulchra* Deason et Hernd. (1), *Chlorosarcina longispinosa* Chant. et Bold (1)
5—10	*Planktosaphaeria gelatinosa* G. M. Smith (2), *Borodinella polytetras* Mill. (2), *Chlorococcum* sp. (2), *Phormidium fragile* (Menegh.) Gom. (1)
10—15	*Chlorobion lunulatum* Hind. (4), *Pseudococcomyxa simplex* (Mainx) Fott (3), *Microspora tumidula* Hazen. (1), *Nostoc punctiforme* (1)
15—20	*Bumilleriopsis* brevis (1)
20—25	—
25—30	—

Минимальные значения видового богатства получены на расстояниях 5—10 и 20—25 см, а также в контроле.

В первой зоне, прилегающей к растениям люцерны (0—5 см), преобладали зеленые водоросли (16 видов). Это в основном виды порядков *Chlorococcales* (8 видов), *Ulotrichales* (3), *Chlorosarcinales* (3), *Chlamydomonadales* (2). С высоким постоянством нами были обнаружены следующие виды: *Chlorococcum infusionum*, *Chlorella vulgaris*, *Navicula pelliculosa* (Breb.) Hilse и виды рода *Cylindrospermum*. Многочисленными были также желтозеленые водоросли; из 9 выявленных видов 7 относятся к порядку *Heterococcales*. Порядок *Tribonematales* представлен видами *Heterotrix*.

Диатомовые в этой зоне представлены 7 видами и разновидностями; синезеленые — 4 видами, 3 из которых относятся к осцилляториевым и 1 (*Cylindrospermum stagnale*) — к ностоковым.

На расстоянии 10—15 см от растений люцерны был отмечен второй максимум видового разнообразия. Здесь в отличие от первой зоны наблюдалось увеличение числа видов синезеленых (6 видов *Oscillatoriales*).

Разные зоны фитогенного поля отличаются наличием специфических видов, обнаруженных только на одной из них (табл. 4). На расстояниях 20—25 и 25—30 см специфичные виды отсутствовали.

В фитогенном поле люцерны доминирующие виды распределены крайне неравномерно, сквозные доминанты отсутствуют. Исключением является *Hantzschia amphioxys* var. *capitata*, который доминировал в средней и крайней частях фитогенного поля. Нередко виды, доминирующие в одной зоне, отсутствовали на соседних зонах фитогенного поля (табл. 5).

Растения люцерны влияют и на развитие водорослей, что отражается на обилии их роста на стеклах обрастания. Развитие водорослей более активно идет не у самих стеблей растений, где сосредоточено большее число видов, а на расстоянии 5—15 и 20—25 см (рис. 1). Максимальное развитие синезеленых и зеленых водорослей по показателям обилия было отмечено в зонах 2 и 3. Диатомовые тяготели к зоне 10—15 см. В динамике развития желтозеленых отмечено 2 максимума на расстояниях 5—10 и 20—25 см.

Действие фитогенного поля на альгоценозы наглядно показывает изменение значений информационных индексов. Индекс разнообразия Шеннона—Уивера (Н) связывает значимость отдельных видов с видовой насыщенностью и указывает на степень сложности альгоценозов. Максимальные значения этого индекса полу-

ТАБЛИЦА 5

Доминантный комплекс водорослей в фитогенном поле *Medicago sativa*

Виды-доминанты	*1*	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*
Nitzschia palea	**4**	—	—	—	—	—
Chlorococcum infusionum	**4**	**4**	2	2	2	—
Navicula mutica var. *ventricosa*	**4**	—	**4**	2	—	2
Botrydiopsis eriensis	3	**4**	—	—	—	—
Tetracystis aggregata	1	**4**	2	3	—	—
Hantzschia amphioxys var. *capitata*	3	2	**4**	**4**	**4**	**4**
Microcoleus vaginatus	1	—	**4**	2	—	2
Navicula mutica var. *mutica*	1	3	—	**4**	3	2
N. pelliculosa	2	2	—	1	**4**	1
Pleurochloris magna	2	—	1	1	**4**	—
P. imitans	—	—	—	1	**4**	2
Chlorocystis chodatii	—	—	—	2	—	**4**
Всего видов-доминантов	3	3	3	2	4	2

Примечание. Жирным шрифтом выделены баллы доминирования. Местоположения зон в фитогенном поле: *1* — 0—5, *2* — 5—10, *3* — 10—15, *4* — 15—20, *5* — 20—25, *6* — 25—30 см (фон).

чены для точек на расстояниях 0—5 (H = 1.5) и 10—15 см (H = 1.47), минимальные — на расстоянии 5—10 см (H = 1.27) и на фоне 25—30 см (H = 1.29) (рис. 2).

Таким образом, индекс Шеннона—Уивера (H) указывает на благоприятные условия среды в средней зоне фитогенного поля, где большинство видов водорослей имело сравнительно высокие значения обилия.

Для сравнения видового состава в разных зонах и оценки влияния фитогенного поля на концентрацию видов в разных его частях использовали методы мер включения и сходства (Кузяхметов, 1991).

Значения показателей Съеренсена были относительно высокими, большие значения сходства (до 70 %) отмечены для зон 10—15 и 15—20 см, низкие — 0—5

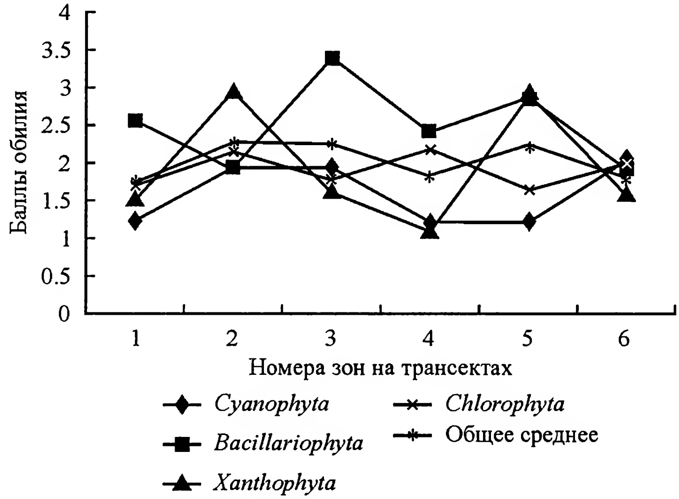


Рис. 1. Средние баллы обилия водорослей в фитогенном поле *Medicago sativa*.

Здесь и далее указаны местоположения зон в фитогенном поле: *1* — 0—5, *2* — 5—10, *3* — 10—15, *4* — 15—20, *5* — 20—25, *6* — 25—30 см (фон).

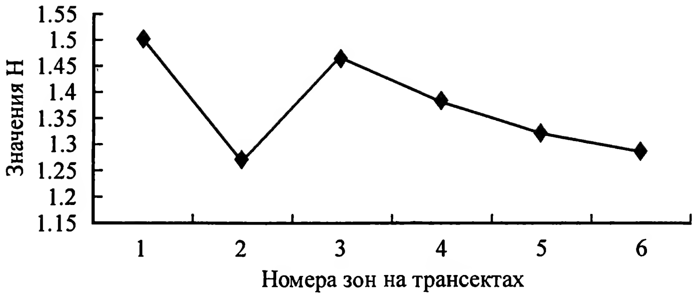


Рис. 2. Изменение показателя разнообразия Шеннона—Уивера в альгоценозе под влиянием фитогенного поля.

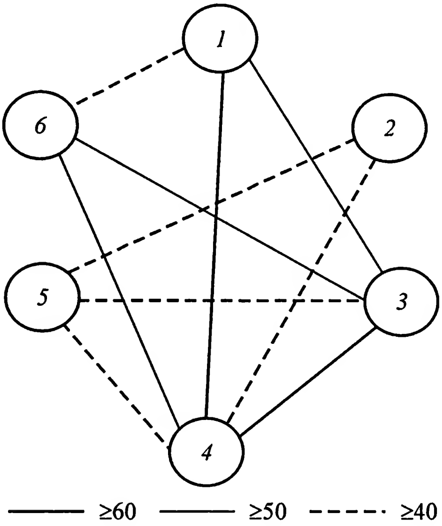


Рис. 3. График отношений сходства Съеренсена по присутствию—отсутствию видов в составе водорослей в различных зонах фитогенного поля.

Цифры в кружочках: *1* — 0—5, *2* — 5—10, *3* — 10—15, *4* — 15—20, *5* — 20—25, *6* — 25—30 см.

ТАБЛИЦА 6

Матрица сходства и мер включения по присутствию—отсутствию видов

	1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*
1	**36**	25	58	57	37	45
2	39/67	**21**	37	46	44	28
3	56/61	48/30	**33**	70	42	58
4	50/67	52/41	64/78	**27**	43	57
5	31/46	48/42	36/50	41/46	**24**	35
6	36/59	29/27	48/72	52/64	33/36	**22**

Примечание. По диагонали жирным шрифтом выделено число видов в сравниваемых флорах; над диагональю — значения коэффициента Съеренсена $\text{К}_\text{С}$. Под диагональю в числителе — значения меры включения видового состава А в состав видов В; в знаменателе — меры включения видового состава В в состав видов А. По краям таблицы — номера зон на трансектах (см. табл. 5).

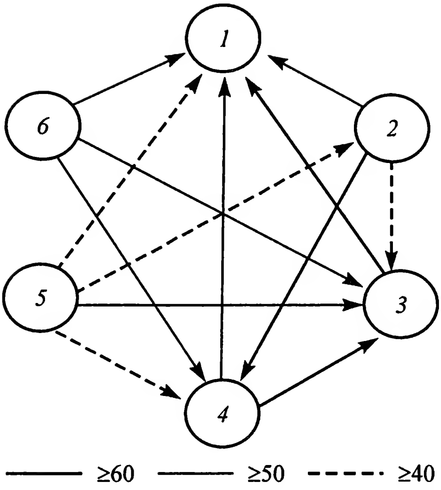


Рис. 4. Граф отношений мер включения по присутствию—отсутствию видов в составе водорослей в различных зонах фитогенного поля.

Обозначения те же, что и на рис. 3.

и 5—10 см, а также между точками 5—10 и 10—15, 20—25 и 25—30 см (рис. 3). Рассчитанные значения мер включения показали подчиненное положение состава видов из зон 20—25 и 5—10 см (табл. 6). Бóльшая часть видов включена в состав водорослей соседней зоны в точках 10—15 и 15—20 см от растений люцерны. Видовое богатство водорослей фитогенного поля люцерны в наибольшей степени представлено на расстояниях 10—15 и 15—20 см. На периферии и на фоне видовой состав имеет подчиненное положение по отношению к зоне 10—15 см (рис. 4).

Заключение

Влияние *Medicago sativa* на почвенные альгоценозы проявляется в изменении параметров микроклимата: снижается освещенность, что создает благоприятные условия для произрастания теневыносливых видов водорослей из X-формы. От центра к периферии меняются гидротермические условия. Появляются виды, характерные для засушливых местообитаний (представители M- и Cf-форм). Кроме того, наблюдается аллопатическое воздействие растений люцерны на популяции отдельных видов водорослей.

Растения люцерны, изменяя среду обитания в пределах фитоценоза, создают мозаичность в горизонтальном распределении альгоценозов. Средообразующее воздействие растения люцерны меняется по мере удаления от центра фитогенного поля. Отмеченные концентрические зоны можно охарактеризовать на основе тех изменений, которые проявляются в видовом разнообразии, структуре альгоценозов, поведении популяции отдельных видов.

Первая зона, ограниченная площадью, примыкающей к стеблям люцерны, характеризуется относительно богатым видовым составом, что связано с благоприятными условиями для развития большинства водорослей (особенно зеленых и желтозеленых). Здесь сравнительно высокий уровень увлажнения за счет перехватывания побегами растений атмосферных осадков и стекания воды к центру.

Вторая зона находится на расстоянии 5—10 см от стеблей люцерны. Здесь наблюдается небольшое видовое разнообразие синезеленых, диатомовых и зеленых. Видовой состав мало отличается от фонового, уровень развития отдельных групп водорослей сравнительно высок.

Третья зона — расстояние 10—15 см от стеблей люцерны. Характеризуется высоким видовым разнообразием, обилием синезеленых, диатомовых и зеленых водорослей. Желтозеленые встречаются редко. Здесь наблюдается оптимальное сочетание условий среды практически для всех водорослей, за исключением *Xanthophyta*.

Четвертая зона — на расстоянии 15—20 см. Здесь отмечается среднее видовое разнообразие водорослей, действие фитогенного поля ослаблено.

Пятая зона — на расстоянии 20—25 см. Отличается низким видовым разнообразием зеленых, синезеленых, желтозеленых. Здесь, как и в предыдущей зоне и на фоне, развитие водорослей слабое.

Шестая зона — 25—30 см (фон). Влияние фитогенного поля на водоросли не проявляется.

Структура группировок водорослей резко изменяется лишь в той части фитогенного поля, которое характеризуется максимальным средообразующим влиянием растений. Оно проявляется в пределах 0—5 и 10—15 см от центра люцерны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агроклиматический справочник по Башкирской АССР. Уфа, 1959. С. 11—14.

Алексахина Т. И., Штина Э. А. Почвенные водоросли лесных биоценозов. М., 1984. 149 с.

Башкортостан. Краткая энциклопедия. Уфа, 1996. 672 с.

Голлербах М. М., Штина Э. А. Почвенные водоросли. Л., 1969. 228 с.

Заугольная Л. Б., Михайлова Н. Ф. Структура фитогенного поля особей у некоторых плотнодерновых злаков // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 8. С. 79—89.

Кузяхметов Г. Г. Почвенные альгосинузии широколиственных лесов Башкирского Предуралья // Ботанические исследования на Урале. Свердловск, 1986. С. 12.

Кузяхметов Г. Г. Распределение водорослей в фитогенном поле *Festuca valesiaca* (*Poaceae*) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 2. С. 216—227.

Кузяхметов Г. Г. Анализ альгофлоры почв лесостепной зон Предуралья с использованием мер включения и сходства // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1991. № 8 (332). С. 142—150.

Кузяхметов Г. Г. Пространственная организация почвенных альгоценозов степи и лесостепи: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Сыктывкар, 2000. 37 с.

Кузяхметов Г. Г., Дубовик И. Е. Методы изучения почвенных водорослей: Учебное пособие. Уфа, 2001. 60 с.

Кузяхметов Г. Г., Минибаев Р. Г. Влияние фитогенного поля сосны обыкновенной на горизонтальное распределение водорослей // Итоги науч.-исслед. биол. ф-та Башкир. гос. ун-та за 1995. Тез. докл. Уфа, 1996. С. 70—71.

Кузяхметов Г. Г., Юдакова Н. Н. Изучение действия ковыля перистого на распределение водорослей в его фитогенном поле // Пробл. изучения, охраны и рационального использования природных ресурсов Башкирии: Тез. докл. республ. конф. Уфа, 1987. С. 141—142.

Новичкова-Иванова Л. Н., Чаплыгина О. Я. Альгосинузии эфемероидных фисташников Туркмении // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 12. С. 1750—1761.

Пивоварова Ж. Ф. Водорослевые группировки каштановых почв колымских степей // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 7. С. 888—891.

Помелова Г. И. Динамика почвенных водорослей в севообороте: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 1971. 24 с.

Самойлов Ю. И. Структура фитогенного поля на примере одиночных дубов *Quercus robur* (*Fagaceae*) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 8. С. 1022—1034.

Уранов А. А. Фитогенное поле. Проблемы современной ботаники. М.; Л., 1965. Вып. 1. С. 251—254.

Уранов А. А., Михайлова Н. Ф. Из опыта изучения фитогенного поля *Stipa pennata* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 5. С. 151—159.

Чаплыгина О. Я. Закономерности развития почвенных водорослей в хвойных и лиственных лесах Подмосковья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1977. 24 с.

Штина Э. А., Голлербах М. М. Экология почвенных водорослей. М., 1976. 143 с.

Шушуева М. Г. Структура и сукцессии альгоценозов рекультативных экосистем Южного Кузбасса // Техногенные экосистемы: организация и функционирование. Новосибирск, 1985. С. 85—93.

Metting B., Rayburn W. Algal communities and soil microenvironments in an eastern Washington sitt loam // Soil Sci. 1979. Vol. 127. N 2. P. 74—78.

SUMMARY

Peculiarities of algal groups in *Medicago sativa* phytogenous field are considered. The influence of lucerne on algae number, species richness, on structural and functional features of the algal coenosis were revealed. The Shannon's index of entropy was calculated. The maximal values of specific richness and number were obtained for the zones of 0—5 cm and 10—15 cm from the main stem of lucerne plant. At a distance of 5—10 cm and 25—30 cm (background), the algae are fewer, except for diatoms, the distribution of which does not depend on the phytogenous field of the plants.

УДК 582.29 + 519.6.502 (075) Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 11

© **Н. В. Малышева**

ЛИШАЙНИКИ ИСКУССТВЕННЫХ СУБСТРАТОВ В ГОРОДАХ РОССИИ

N. V. MALYSHEVA. LICHENS ON MAN-MADE SUBSTRATA IN RUSSIAN CITIES

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 17.04.2006

На искусственных субстратах (в основном на строительных материалах — цементе, кирпиче, чугуне, пластмассах, асфальте и пр.) в 52 городах России выявлено 105 видов лишайников. Приведен видовой состав. Дан анализ данной эколого-субстратной группы лишайников, рассмотрено распределение по типам строительных материалов.

Ключевые слова: лишайники, искусственные субстраты, строительные материалы, города, Россия.

Лишайникам в городах приходится осваивать новые экологические ниши, поселяясь на искусственных субстратах (Brightman, Seaward, 1977; Christensen, 2004). Цель работы — выявление видового состава лишайников, растущих на строительных материалах в городах России, и проведение эколого-субстратного анализа. Ранее подобные специальные исследования в городах России не проводились.

Материал и методика

Материалом для исследования послужили сборы, проведенные автором в 1973—2005 гг., литературные и гербарные материалы. Были учтены данные по лишайникам 52 городов, разных по размерам и численности, расположенных по всей территории России (табл. 1).

Сбор материала проводился маршрутным методом в сочетании с методом сеточного картирования. Определение проводилось в лабораторных условиях по общепринятым методикам. Названия лишайников приведены по работе R. Santesson с соавт. (2004). При классификации строительных материалов использовались сведения, приводимые Г. И. Горчаковым, К. Н. Поповым (1976) в монографии «Строительные материалы (материаловедение и технология)» (2002).

ТАБЛИЦА 1

Индексы городов и источники информации о лишайниках искусственных субстратов

Индекс города	Город	Источник
Мегаполисы		
1	Москва	1 А) Еленкин, 1907
		1 Б) Пчёлкин, 1998
		1 В) Бязров, 1996
		1 Г) Бязров, 2002
		1 Д) MW
		1 Е) Гейден, 1900
2	Санкт-Петербург	2 А) Малышева, 1996а
		2 Б) Малышева, 1996б
		2 В) Малышева, 2003а
		2 Г) Рассадина, 1930
		2 Д) LECB
		2 Е) LE
Крупнейшие города		
3	Казань	3 А) Мережковский, 1920
		3 Б) Голубкова, Малышева, 1979
		3 В) Малышева, 1979
		3 Г) Байбаков, Ситников, 2000
		3 Д) LE
4	Нижний Новгород	Еленкин, 1907
5	Волгоград	5 А) Веденеев, 1999
		5 Б) Андреев, Веденеев, 2001
6	Екатеринбург	Пауков, 2001
7	Новосибирск	Седельникова, Свирко, 2003
Крупные города		
8	Мурманск	Домбровская, 1970
9	Архангельск	9 А) Savicz, 1935
		9 Б) Savicz, 1964
10	Иваново	Малышева, 1999
11	Кострома	Еленкин, 1907
12	Оренбург	Меркулова, 2006
13	Воронеж	Мучник, 2004
14	Астрахань	Закутнова, Пилипенко, 2004
Большие города		
15	Великий Новгород	Малышева, 2000
16	Псков	Малышева, 2004
17	Великие Луки	2004, Малышева
18	Кинешма	Малышева, 1999
19	Подольск	Еленкин, 1911
20	Элиста	LE
Средние города		
21	Кандалакша	Домбровская, 1970
22	Выборг	Малышева, 1995
23	Тихвин	2004, Малышева
24	Старая Русса	Малышева, 2003б
25	Боровичи	2005, Малышева
26	Фурманов	Малышева, 1999

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Индекс города	Город	Источник
27	Заволжск	Малышева, 1999
28	Шуя	1981, Малышева
29	Клин	Еленкин, 1906, 1907
30	Вышний Волочек	30 А) Еленкин, 1906 30 Б) Еленкин, 1911
31	Бугульма	Малышева, 1979
	Малые города	
32	Балтийск	Андреев, 2002
33	Луга	33 А) 2003, Малышева 33 Б) LE
34	Приозерск	2004, Малышева
35	Кириши	2004, Малышева
36	Ивангород	1997, Малышева
37	Шлиссельбург	1996, Малышева
38	Чудово	Катаева, 2002
39	Малая Вишера	2004, Малышева
40	Себеж	Малышева, 2003б
41	Остров	Малышева, 2003б
42	Порхов	2004, Малышева
43	Печоры	2004, Малышева
44	Плес	Малышева, 1999
45	Юрьевец	Малышева, 1999
46	Лихославль	Еленкин, 1907
47	Старица	LE
48	Кириллов	48 А) Малышева, 2003б 48 Б) Толпышева, Андрианова, 1982
49	Елабуга	Малышева, 1979
50	Тетюши	Малышева, 1979
51	Благовещенск	51 А) Щёкина, 2002а 51 Б) Щёкина, 2002б
52	Полярный	Домбровская, 1970

Примечание. Источники информации: литературные (указаны фамилия, год), сборы (год, фамилия), гербарии (даны акронимы).

Результаты и обсуждение

Лишайники в городах довольно активно осваивают новые субстраты. В результате проведенных исследований на искусственных субстратах (в основном строительных материалах) в городах России выявлено 105 видов лишайников. Данная эколого-субстратная группа составляет 17.4 % от числа отмеченных в городах лишайников (604 вида только в Европейской России) (Малышева, 2005).

Наиболее представленными по числу видов на искусственных субстратах являются роды *Lecanora* (14 видов), *Cladonia* (8), *Physcia* (6), *Melanelia* (5), *Xanthoria* (5). Преобладают накипные лишайники (57 видов, или 54 % от общего числа), несколько меньше листоватых (36 видов, или 34 %), гораздо меньше кустистых лишайников (12 видов, или 12 %).

Лишайники по-разному заселяют искусственные субстраты. Строительные материалы естественного, природного происхождения, но обработанные человеком — древесина, естественные каменистые субстраты, — заселяются лишайниками лучше (табл. 2). Особенно это касается деревянных досок (в основном заборов),

ТАБЛИЦА 2

Распределение числа видов лишайников городов России по различным строительным материалам

Строительные материалы	Число видов лишайников	
	абс.	доля, %
1. Природные каменистые материалы		
Стеновые камни		
Известняк	15	14.4
Гранит	21	20.2
Песчаник	2	1.9
Плиты		
Гранит	4	3.8
Известняк	3	2.9
Колонны		
Мрамор	2	1.9
Туфы	2	1.9
2. Лесные материалы и изделия		
Круглый лес (бревна)	9	8.7
Пиломатериалы		
Доски	64	61.5
Кровельный тёс	13	12.5
3. Керамические материалы		
Кирпич	21	20.2
4. Неорганические вяжущие вещества		
Цемент	12	11.5
Шифер	3	2.9
Известь	1	1.0
5. Бетоны и растворы		
Цементный бетон	26	25.0
Железобетон	23	22.1
Строительный раствор	8	7.7
6. Металлы		
Железо		
Кровля	9	8.7
Решетки	1	1.0
Чугун	2	1.9
7. Теплоизоляционные материалы		
Картон	2	1.9
8. Органические вяжущие вещества и гидроизоляционные материалы		
Асфальт	1	1.0
Толь	2	1.9
9. Полимерные строительные материалы		
Пластмасса	2	1.9
Всего	105 видов	

где найдено 64 вида (61.6 %). Однако круглый лес (бревна) заселяется лишайниками гораздо хуже, здесь найдено всего 9 видов (8.7 %). Возможно, это объясняется обработкой деревянных столбов специальными противогрибковыми средствами, а также тем, что в городах стало меньше деревянных построек из бревен.

Среди каменистых субстратов наиболее заселенными оказались стеновые камни, особенно граниты (валуны фундаментов — 21 вид, или 20.2 %) и известняк, использующийся для фундаментов, строительства стен (15 видов, или 14.4 %).

Интересно, что бетон (26 видов) и железобетон (23 вида) в городских условиях лучше заселяются лишайниками, чем естественный каменистый субстрат. На обожженных кирпичах выявлен 21 вид лишайников (20.2 %). По-видимому, это связано с пористостью данных материалов, способностью впитывать определенное количество влаги, что очень важно для лишайников. Это подтверждается и тем, что, например, кровельный тёс, с которого влага скатывается, значительно хуже заселяется лишайниками (13 видов).

Лишайники в городских условиях способны осваивать и совершенно новые искусственные субстраты, такие как пластмасса (2 вида), асфальт (1), толь (2). Однако число видов, поселяющихся на них, незначительно.

Как показали проведенные исследования, лишайники довольно устойчиво заселяют искусственные субстраты. Встречаемость многих видов не изменилась за столетний период. Комплекс видов, растущих на данных субстратах, достаточно постоянен в разных городах и различных географических условиях. Он состоит примерно из 76 видов (72.4 %). Наиболее часто в городских условиях заселяют данные субстраты *Lecanora hagenii*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Candelariella aurella*, *C. vitellina*, *Caloplaca holocarpa*, *Xanthoria parietina* и др. На кирпичах часто встречается *Verrucaria muralis*, на деревянных заборах — *Hypogymnia physodes*, *Lecanora symmicta* и даже виды родов *Bryoria*, *Usnea*. На крыше из пластмассы в парке нами найден лишайник *Melanelia exasperatula*. Многое зависит от того, в каких именно условиях (парк, жилая застройка, промышленная зона) находится субстрат, на котором может поселиться лишайник. Видов, приуроченных только к искусственным субстратам, нами не обнаружено. Однако данная группа заслуживает особого внимания из-за распространенности данных субстратов в городах и важности их для хозяйственной деятельности человека.

Лишайники могут заселять бытовые предметы, например веревки, долгое время находившиеся на одном месте при достаточном увлажнении и освещении. На веревках были найдены *Hypogymnia tubulosa*, *Platismatia glauca*.

Следует отметить, что 29 видов лишайников (27.6 %) были найдены на субстратах, созданных человеком, по 1 разу. Среди них 7 видов, по-видимому, исчезли из своих местонахождений (*Cladonia arbuscula*, *C. subulata*, *Cyphelium inquinans*, *Leptogium issatschenkoi*, *L. lichenoides*, *L. subtile*, *Stereocaulon tomentosum*). Ряд видов занесен в Красные книги: *Leptogium issatschenkoi*, *L. lichenoides*, *L. subtile* — Ленинградской обл. (2000), *L. subtile* — в «Красную книгу природы Санкт-Петербурга» (2004), *Caloplaca decipiens* — Вологодской обл., *Cladonia stellaris*, *Lecanora muralis* — в «Красную книгу города Москвы».

Приводим список видов лишайников, найденных на искусственных субстратах в городах России. В круглых скобках указан индекс города и источник информации (см. табл. 1), в квадратных скобках приведены гербарные образцы.

1. *Amandinea punctata* (Hoffm.) Coppins et Scheid. — на деревянных заборах (3 А—Г). К. С. Мережковский (1920 : 137) отмечал, что вид встречался в 1913 г. «довольно часто» в парке «Русская Швейцария» на обработанной древесине.

2. *Aspicilia calcarea* (L.) Mudd — на бетоне (32).

3. *A. moenium* (Vain.) G. Thor et Timdal — на бетоне (12, 20), железобетоне (2) [Старый Петергоф, парк Сергиевка, на железобетонном столбе у развалин пекарни, 2004, Д. Е. Гимельбрант, Л. А. Конорева, И. С. Степанчикова (LECB)]. [Элиста, балка близ ДСК, на бетоне, 2001, Н. Н. Очирова (LE)].

4. *Bacidina phacodes* (Körb) Vězda — на деревянной скамье, надгробных плитах. (1 А: Новодевичье кладбище, Донской монастырь).

5. *Caloplaca cerina* (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr. — на известняке (надгробия) и древесине (1 Б: Донской монастырь и Новодевичье кладбище), кирпичах (1 Б: Кремлевская стена).

6. *C. cirrochroa* (Ach.) Th. Fr. — на строительном растворе (32).

7. *C. citrina* (Hoffm.) Th. Fr. — на известняке (1 Б: Кремлевская стена вдоль набережной), бетоне (2, 13, 32), кирпичах (32), строительном растворе (32). [Старый Петергоф, парк Сергиевка, на бетонных элементах фундамента дворца, единично, 2004, Д. Е. Гимельбрант, Л. А. Конорева, И. С. Степанчикова (LECB)].

8. *C. decipiens* (Arnold) Blomb. et Forssell — на камнях (2, 12, 14, известняк — 3, 15, 16), деревянных заборах (3, 14), цементе (15), железобетоне (16, 41), бетоне (1 Б, 5, 12, 13, 15), кирпичах (3, 13, 40, 48), строительном растворе (40, 48 А), шифере (12, 16, 27). [Казань, 1910, К. С. Мережковский (KAZ); Mereschkowsky C., Lich. Ross. exs., N 45, 1913 как «*Gasparrinia decipiens* (Arn.) Syd.» (LE, KAZ, TU)]. Встречаемость вида не изменилась. Внесен в «Красную книгу Вологодской области» (2004).

9. *C. ferruginea* (Huds.) Th. Fr. — на бетоне (13), граните (на здании торгового центра Академгородка) (7), на тёсовых крышах (48 Б).

10. *C. holocarpa* (Hoffm. ex Ach.) A. E. Wade — на камнях (2), на известняке (2, 36, 37), деревянных заборах (2, 3, 10, 16, 18, 26, 44, 45), на деревянном столбе (40), бетоне (3, 13, 26), железобетоне (2, 10, 16, 24, 40, 41), цементе (2, 17, 23), строительном растворе (2), шифере (27), кирпичах (40), на искусственном субстрате (14), на старой опоре моста (38). [Казань, 1910, К. С. Мережковский (KAZ); Mereschkowsky C., Lich. Ross. exs., N 44, 1913 как «*Caloplaca cerina* (Ehrh.) Zahlbr. var. *holocarpa* (Ehrh.) Mereschk.» (KAZ, LE, TU)]. Часто. Встречаемость вида не изменилась в Казани с 1910 г. А. А. Еленкин (1907) отмечал этот вид как «распространеннейший» на обработанной древесине (заборы, крыши). Встречаемость вида не изменилась.

11. *C. lactea* (A. Massal.) Zahlbr. — на бетоне (водосток, столбы, трубы) и на памятниках (1 Б), шифере (5), на искусственном субстрате (без пояснения) (14).

12. *C. lobulata* (Flörke) Hellb. — на деревянных заборах (3, 31). [Mereschkowsky C., Lich. Ross. exs., N 24, 1913; Казань, 1910, К. С. Мережковский (KAZ)]. На заборах. Встречаемость вида не изменилась.

13. *C. saxicola* (Hoffm.) Nordin — на известняке (1 Б: Кремлевская стена у набережной, 49: на известняковых тумбах, известняке — 15, 41), граните (15, 41), мраморной колонне (22), каменных заборах (3), бетоне (13, 15, 32), железобетоне (16), кирпичах (16, 40, 48 А, 49), строительном растворе (32, 41, 48 А), шифере (27), на искусственном субстрате (14). [Казань, 1910, К. С. Мережковский (KAZ)].

14. *Candelaria concolor* (Dicks.) Stein — на обработанной древесине (51 А, Б).

15. *Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr. — на камнях (2, 12, 14, 16, 26), известняке (2, 16, 44), мраморе (22: колонна), граните (16, 40: памятники, 7: на здании торгового центра Академгородка), бетоне (1 Б: шпалы, 10, 13, 15, 26), железобетоне (2, 10, 16, 24, 40, 41), цементе (2, 16), железе (2), чугуне (1 Б: перила), кирпичах (3, 40: заборы), строительном растворе (2), деревянных заборах (3, 12, 14, 27), тесовой кровле (48 Б), фундаментах зданий (3), картоне (3), шифере (5, 16, 27), искусственных субстратах (12, 14). [Казань, 1910, Mereschkowsky C., Lich. Ross. exs., N 38,

1913 как «Candelariella cerinella (Flörke) Elenkin var. unicularis Elenkin (LE, TU) К. С. Мережковский (1920 : 111)] отмечал, что это «один из обыкновенных лишайников». Встречаемость вида не изменилась.

16. *C. vitellina* (Hoffm.) Müll. Arg. — на бетоне (1 Б, 13), деревянных досках (заборы — 2, 10, 16—18, 25—28, 33—39, 42—44, 49; крыши — 2, 3, 10, стены — 26), бревнах (столбы — 40, бревенчатые дома — 3, 26), обработанной древесине (13, 21), бетоне (13), тёсе (48 Б), цементе (25, 38), камнях (21, 34), железе (45, 48: крыши). Часто. [Старый Петергоф, Сергиевка, парк, с забора у оранжереи, 1925, К. А. Рассадина (LECB)]. [Казань, 1883, П. Н. Крылов (LE); 1910, К. С. Мережковский (KAZ, LE)]. А. А. Еленкин (1907 : 272) отмечал, что вид «является одним из обыкновеннейших и распространеннейших лишайников на самых разнообразных субстратах; особенно охотно селится на досках заборов и крыш, нередко покрывая их сплошным желтоватым налетом; также очень обыкновенно на старых стенах, кирпичах, камнях». Вид не изменил встречаемости.

17. *C. xanthostigma* (Ach.) Lettau — на древесине (2 В: заборы), искусственных субстратах (14). [Старый Петергоф, «Сергиевский парк, с забора у оранжереи», 1925, К. А. Рассадина (LE)].

18. *Cetrelia olivetorum* (Nyl.) W. Culb. et C. Culb. — на обработанной древесине (51 А, Б).

19. *Cetraria sepincola* (Ehrh.) Ach. — на деревянных заборах (2, 3, 10, 18, 44, 45). [Казань, 1883, П. Н. Крылов (LE); 1910, К. С. Мережковский (KAZ)]. Встречаемость вида не изменилась.

20. *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot. — на обработанной древесине (2). [Старый Петергоф, Сергиевка, парк, около оранжереи, с крыши, 1925, К. А. Рассадина (LECB)]. А. А. Еленкин (1911 : 487) отмечал, что он «распространен также на крышах и, вообще, обработанном дереве».

21. *C. bacilliformis* (Nyl.) Glück — на досках (2). [Старый Петергоф, парк Сергиевка, на старых досках у западной стены дворца, 2004, Д. Е. Гимельбрант, Л. А. Конорева, И. С. Степанчикова (LECB)]. А. А. Еленкин (1911 : 605) отмечал, что вид встречался на старых заборах (30 А) и принадлежал «к числу довольно редких видов».

22. *C. botrytes* (K. G. Hagen) Willd. — на бревне (1 А), досках (2 В), деревянном заборе (45). [Старый Петергоф, Сергиевка, парк, с крыши оранжереи, 1925, К. А. Рассадина (LECB)]. Внесен в «Красную книгу Москвы» (2001).

23. *C. fimbriata* (L.) Fr. — на досках (2), деревянных заборах (10). [Старый Петергоф, Сергиевка, парк около дворца, с доски, 1925, К. А. Рассадина (LECB)].

24. *C. gracilis* (L.) Willd. subsp. *turbinata* (Ach.) Ahti. — на обработанной древесине (2 В). [Старый Петергоф, Сергиевка, парк, с крыши оранжереи, 1925, К. А. Рассадина (LECB)].

25. *C. macilenta* Hoffm. — на обработанной древесине (2). [Старый Петергоф, 1926, К. А. Рассадина (LE); Старый Петергоф, Сергиевка, с крыши оранжереи, 1925, К. А. Рассадина (LECB)].

26. *C. stellaris* (Opiz) Pouzar et Vězda — на доске, на заборе (1). [Москва, долина речки между Коломенским и Горелово, 400 м на восток от железной дороги, на доске, на заборе, 1990, Л. Г. Бязров (Институт проблем экологии и эволюции РАН)]. Внесен в «Красную книгу города Москвы» (2001).

27. *C. subulata* (L.) Weber ex F. H. Wigg. — на обработанной древесине (2). [«Petropol., 18... (1819—1839, колл. Bongard» (LE); Старый Петергоф, парк, около оранжереи, с крыши, 1925, К. А. Рассадина (LECB)]. Образец был определен как *Cladonia cornuta*, переопределен Д. Е. Гимельбрантом в 2004 г.

28. *Collema parvum* Degel. — на бетоне (32).

29. *Cyphelium inquinans* (Sm.) Trevis. — на деревянных заборах (33 А). [Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, N 147 (leg. Elenkin, 1900) (LE)]. А. А. Еленкин (Elenkin, 1904) находил этот вид в Луге в 1900 г. на заборах. В 2003—2005 гг. повторно нами не найден.

30. *Endocarpon pusillum* Hedw. — на стенах домов (5 А, Б).

31. *Evernia prunastri* (L.) Ach. — на заборах (3 Д, 29А, 30 А, 45). [Казань, Васильево, 1910, И. А. Вереитинов (LE)].

32. *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. — на камнях (2 А, 6), обработанной древесине (2 А—В, 6, 10, 16, 17, 23, 25, 27, 33, 34, заборы — 18, 26, 40, 45, 48, столбы — 26, 40, доски — 41, деревянный мост — 45, тёс — 48 Б), искусственном субстрате (2). Часто: 1 А: Сокольники, Царицыно, Люберцы, Пушкино; 1 Г: Богородское, Кунцево, Лосиный Остров, Сокольники, ТСХА, Царицыно; 1 Е: Останкино.

33. *H. tubulosa* (Schaer.) Hav. — на деревянном тесе (48 Б). [Старый Петергоф, на веревке, свисавшей со старой деревянной крыши, 1925, И. А. Райкова (LE)].

34. *Lecania rabenhorstii* (Hepp) Arnold — на кирпичах (3 А). [Казань, 1909, некрополь, кирпичная ограда, К. С. Мережковский (LE)].

35. *Lecanora allophana* Nyl. — на деревянном заборе (45).

36. *L. argentata* (Ach.) Malme — на деревянном столбе (40).

37. *L. conferta* (Duby ex Fr.) Grognot — на бетоне (32).

38. *L. crenulata* Hook. — на известняках (1 Б: Кремлевская стена вдоль набережной), известняке (стены и фундамент — 2, 3 Б, В, 15, 44), камнях (2 В), бетоне (2 В, 15), железобетоне (16, 26, 40, 41), цементе (2 А, 15), строительном растворе (2), кирпичах (2, 15), искусственном субстрате (16).

39. *L. dispersa* (Pers.) Sommerf. — на камнях (1 Б, 2 А, 5, 16, 32), известняке (стены — 3 А, 15, фундамент зданий — 2, 3), граните (на здании торгового центра Академгородка) (7), древесине (1 Б, 2), бетоне (1 Б, 2, 10, 13, 15, 32), железобетоне (16, 40, 41), цементе (2), кирпичах (15, 48, кирпичные заборы — 2 Б, В, 3), шифере (5, 16, 27), металле (1 Б), строительном растворе (32, 48), побелке стены (48 А). А. А. Еленкин писал (1907 : 196—197): «Этот вид, вероятно, не представляет особенной редкости в Средней России на камнях и стенах». Встречаемость не изменилась.

40. *L. hagenii* (Ach.) Ach. — на деревянных заборах (1, 1 А, 2, 3, 11, 12, 16, 18, 24, 26, 29, 44, 46), деревянном столбе (40), на камнях (2, 12, 16), бетоне (2, 12), железобетоне (16, 40), цементе (2), кирпичах (2), металле (1 А), старом асфальте (1 А), толе (3), картоне (3), железной крыше (48). А. А. Еленкин (1907) отмечал, что «этот вид особенно охотно селится на обработанном дереве (на заборах)». Во многих районах Москвы (Пчёлкин, 1998). [Казань, 1909, К. С. Мережковский; 1910, он же (KAZ)]. (Mereschkowsky C., Lich. Ross. exs., N 29, 1913 (KAZ, LE, TU)]. Встречаемость вида не изменилась.

41. *L. hypopta* (Ach.) Vain. — на деревянных заборах (13, 46). А. А. Еленкин (1907 : 195) отмечал, что вид был собран им «в очень небольшом количестве (среди других лишайников) на обработанном дереве (заборе) в окр. Лихославля».

42. *L. muralis* (Schreb.) Rabenh. — на камнях (2 А, 16, на могильных плитах — 1 Б), граните (16, 40, 41, 44), известняке (1 Б: Новодевичий монастырь и Новодевичье кладбище, на известняковой стене и надгробиях; 16), бетоне (1 Б, 2, 12), кирпичах (1 Б: Новодевичий монастырь и Новодевичье кладбище, на кирпичной стене; 2), шифере (12), железобетоне (16). [«Petropol., 18... (1819—1839), колл. Bongard» (LE)]. А. А. Еленкин (1907 : 250) отмечал, что вид встречался «главным образом на твердых породах (валунах), песчанике, кирпичах и пр.». Вид внесен в «Красную книгу Москвы» (2001).

43. *L. pulicaris* (Pers.) Ach. — на деревянных заборах (1 А, 4, 46), тёсе (48 Б). [Лихославль, 1903, А. А. Еленкин (LE)]. Как отмечал А. А. Еленкин (1907 : 202—203), вид встречался часто на заборах.

44. *L. saligna* (Schrad.) Zahlbr. — на деревянных заборах (4, 45, 46). [Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, N 114 «b» («Nishnij-Novgorod, leg. Elenkin, 1903», на заборах) (LE)]. [Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, N 114 «a», «Luga, на заборах, 1900, leg. Elenkin» (LE)].

45. *L. symmicta* (Ach.) Ach. — на обработанной древесине (13, 33, заборы — 2 А—Г, 10, 16, 24, 45, бревна — 2 А, 40). [Elenkin A., Lich. fl. Ross., N 42, 1901 (leg. Elenkin, 1900); Луга, 1900, А. А. Еленкин (LE)]. А. А. Еленкин (1911) отмечал, что это был один из очень распространенных лишайников. Встречаемость вида не изменилась.

46. *L. tristis* Mereschk. f. *tristis* — на кирпичных стенах и ограде (3 А—В). [Казань, некрополь, на кирпичных стенах и ограде, 1909, К. С. Мережковский; там же, 1910, он же; Mereschkowsky C., Lich. Ross. exs., N 8, 1913 (LE, TU)]. Единично. Вид повторно найден в этом месте. Как указывала М. Ф. Макаревич (1971 : 116), это вид с очень ограниченным распространением и указывается для территории бывш. СССР лишь для окр. Казани (ныне это центр города). К. С. Мережковский отмечал ряд форм: *L. tristis* Mereschk. f. *convoluta* Mereschk. — [Казань, 1913, К. С. Мережковский (KAZ)]. Некрополь. На ограде у основания. Единично. Повторно найдена в этом же месте; *L. tristis* Mereschk. f. *obscurata* Mereschk. — [Казань, 1909, К. С. Мережковский; 1913, он же (KAZ)]. Некрополь. На кирпичных стенах и ограде. Единично. Найдена в этом же месте.

47. *L. umbrina* (Ach.) A. Massal. — на надгробных памятниках (1 Б), досках (2), железе (2). [Старый Петергоф, Сергиевка, с решетки железного забора, 1926, В. П. Савич. Образец был определен К. А. Рассадиной как *Lecanora crenulata*, переопределен Д. Е. Гимельбрантом, Л. А. Коноревой, И. С. Степанчиковой в 2004 г.; там же, на старых досках около дворца, 2004, Д. Е. Гимельбрант, Л. А. Конорева, И. С. Степанчикова (LECB)].

48. *L. varia* (Hoffm.) Ach. — на деревянных заборах (2 А—Г, 3, 4, 10, 11, 13, 26, 44, 46). С.-Петербург [«Petropol., 18... (1819—1839), колл. Bongard »; «Каламяги», 1898, А. А. Еленкин; Лахта, 1903, А. А. Еленкин; «Островки (у р. Невы)», 1918, В. П. Савич; Лахта, на заборах, 1919, В. П. Савич; Старый Петергоф, Сергиевка, парк, с забора около оранжереи, 1925, К. А. Рассадина (LECB)]. [Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, N 164 «a», leg. Elenkin, 1901, Луга, очень часто, на заборах; 1900, 1903, А. А. Еленкин (LE)]. [Приозерск, на заборе, 1959, Вэй (LE)]. Как отмечал А. А. Еленкин (1907 :192), вид являлся «одним из характерных представителей сорной формации», обитающих вблизи «жилых мест». Встречаемость вида не изменилась.

49. *Lecidea* sp. — на граните (1 Б: Новодевичье кладбище, на надгробных гранитных плитах), бетоне (1 Б).

50. *Lecidella elaeochroma* (Ach.) M. Choisy — на деревянном заборе (10).

51. *L. euphorea* (Flörke) Hertel — на деревянных заборах (2) и столбе (40).

52. *Lepraria incana* (L.) Ach. — на известняке (надгробие — 41), деревянном шатре церкви Св. Евфимия (48 Б).

53. *Leptogium issatschenkoi* Elenkin — на известковых туфах (2 Е). Вид не найден после 1930 г. [С.-Петербург, «Главный Ботанический сад. Северный двор, на известковых туфах (в куртине с альпийскими растениями бл. входа в вестибюль оранжерей), 20 V 1922, А. А. Еленкин»; «Главный Ботанический сад. Участок вдоль большой аллеи к р. Карповке на S от оранжерей, на известковых туфах,

14 V 1922, А. А. Еленкин»; «Детское Село [Пушкин]. Екатерининский парк, туфовые ворота, на земле, 28 VIII 1927, М. М. Голлербах»; «Детское Село. Екатерининский парк. На туфовых перилах мостика между „Капризом" и „Китайским домиком", 28 VIII 1927, М. М. Голлербах»; «Дудергоф. В главной долине, на глинистых обнажениях правого склона (от вокзала) вместе с *Leptogium* (*Homodium*) *tenuissimum* (Dicks.) Koerb. среди мхов (преимущественно *Fissidens*), 1 IX 1927, М. М. Голлербах»; «Дудергоф. На земле между мхами (*Fissidens*) по глинистым обрывам, 1 IX 1927, М. М. Голлербах»; «Павловск, парк, на камнях около водопада у мостика со львами, 6 IX 1927, М. М. Голлербах»; «Павловск. Павловский парк, мостик с кентаврами, 6 IX 1927, М. М. Голлербах» (LE)]. Внесен в «Красную книгу природы Ленинградской области» (2000).

54. *L. lichenoides* (L.) Zahlbr. — на туфах (2 Е). [«Детское Село, Екатерининский парк, туфы на горке „Каприза", 1927, М. М. Голлербах» (LE)]. Вид не найден после 1927 г. Внесен в «Красную книгу природы Ленинградской области» (2000).

55. *L. subtile* (Schrad.) Torss. — на туфах (2 Е). [Павловск, Большой парк, на туфах, 1926, 1927, М. М. Голлербах; там же, мост около Апполона; там же, вблизи вокзала, туфы, М. М. Голлербах (LE)]. Вид не найден после 1927 г. Внесен в «Красную книгу природы Ленинградской области» (2000), «Красную книгу природы Санкт-Петербурга» (2004).

56. *Melanelia exasperata* (De Not.) Essl. — на деревянных заборах (3 Д). [Казань, 1883, П. Н. Крылов; 1909, К. С. Мережковский; 1909, И. А. Вереитинов (LE)].

57. *M. exasperatula* (Nyl.) Essl. — на пластмассе (2 А—В), деревянном заборе (40), железной крыше (48 А), камне (лабраторит: надгробия) (16).

58. *M. fuliginosa* (Fr. ex Duby) Essl. subsp. *glabratula* (Lamy) Coppins — на чугуне (2), камне (2). [Старый Петергоф, парк Сергиевка, на чугунной ограде, на камне, 2004, Д. Е. Гимельбрант, Л. А. Конорева, И. С. Степанчикова (LECB)].

59. *M. olivacea* (L.) Essl. — на тёсовой кровле (48 Б).

60. *M. septentrionalis* (Lynge) Essl. — на деревянном заборе (45), железобетоне (22).

61. *Micarea denigrata* (Fr.) Hedl. — на обработанной древесине: 13, заборе — 46. А. А. Еленкин (1907 : 336) отмечал, что вид был собран им «довольно обильно на старом заборе в окр. Лихославля».

62. *M. melaena* (Nyl.) Hedl. — на деревянных заборах (2, 11).

63. *M. peliocarpa* (Anzi) Coppins et R. Sant. — на деревянном заборе (40).

64. *Neofuscelia verruculifera* (Nyl.) Essl. — на обработанной древесине (27).

65. *Ochrolechia arborea* (Kreyer) Almb. — на тёсовой кровле (48 Б).

66. *Parmelia sulcata* Taylor — на деревянных заборах (2, 10, 16, 24, 26, 40, 45, 48, 50), столбах (40), досках крышки колодца (41), железной крыше (48), пластмассе (2, 16).

67. *Parmelina tiliacea* (Hoffm.) Hale — на железной крыше (48 А).

68. *Parmeliopsis ambigua* (Wulfen) Nyl. — на камнях (2), обработанной древесине (2 А—Г, 8, 51), тёсовой кровле (48 Б). [С.-Петербург, Раздельная, на обработанном дереве, 1904, А. А. Еленкин (LE)]. А. А. Еленкин (1906 : 145) отмечал, что это «довольно распространенный вид на обработанном дереве (заборах)». Встречаемость вида не изменилась.

69. *P. hyperopta* (Ach.) Arnold — на обработанной древесине (2 А, 8).

70. *Peltigera didactyla* (With.) J. R. Laundon — на туфах (2 Е), тёсовой кровле (48 Б). [«Главный Ботанический сад, участок вдоль большой аллеи к р. Карповке на юг от оранжерей, на известняковых туфах, 1922, А. А. Еленкин»; «Ботанический сад, 1922, А. А. Еленкин» (LE)].

71. *Phaeophyscia nigricans* (Flörke) Moberg — на железобетоне (38).

72. *P. orbicularis* (Neck.) Moberg — на камнях (2 А—Г, 32, мраморе — 22, граните — 40, 41, известняке — 2), деревянных заборах (1—3, 16, 24, 26, 40) и столбах (40), бетоне (27, 32), железобетоне (16, 22, 40, 41), цементе (3), шифере (27), кирпичах (ограда — 40), строительном растворе (32), на железе (8, 16), искусственном субстрате (2). [«Москва, Ходынское поле, на деревянной изгороди, в слабо освещенных местах, 1 апреля 1910 г., И. П. Петров» (вместе с образцом *Xanthoria polycarpa*) (MW)]. [Mereschkowsky C., Lich. Ross. exs., N 71, 1913; «Казань, Русская Швейцария» (парк), 1909, К. С. Мережковский; «Ягодная слобода», 1909, он же; «Родионовский институт» (ныне сельскохозяйственный институт), 1913, он же (KAZ)]. К. С. Мережковский (1920 : 135—136) писал о том, что вид встречался на «ул. Подлужная на заборах». Вид встречается в настоящее время так же часто, как прежде, в тех же местообитаниях по тем же адресам.

73. *Physcia adscendens* (Fr.) H. Olivier — на деревянных заборах (10, 24, 40), железобетоне (16), бетоне (32).

74. *P. caesia* (Hoffm.) Fürnr. — на камнях (2, 9, 32), песчанике (13), граните (41, 44), бетоне (13, 32), цементе (9), кирпичах (44, 48), строительном растворе (44, 48 А), на опоре старого моста через р. Keресть (38). [Петергофская экскурсионная станция, 1920, С. С. Ганешин; Старый Петергоф, Сергиевка, парк, на ступеньках дворца, 1925, К. А. Рассадина; «Старый Петергоф, парк Биологического института, плиты дворца, 1933, К. А. Рассадина» (LE)]. [Savicz V. P. Lich. Ros., 1935, N 40; Rossia septentrionalis, in coemeterio ad lapides et monumenta sepulcrorum apud opp. Archangelsk, 1928, V. I. Masjukevicz (LE)].

75. *P. dubia* (Hoffm.) Lettau — на гранитной плите (47), деревянных заборах (3, 9), тёсовой кровле (48 Б), бетоне (12), железобетоне (22). [Savicz V. P., Lich. Ros., 1964, N 138; Rossia septentrionalis, opp. Archagelsk, ad saepes lignosas in coemeterio urbanico, 1928, V. I. Masjukevicz (LE)]. [Г. Старица, Успенский монастырь, на гранитной плите, 1996, А. И. Маринина (LE)]. Часто. Встречаемость вида не изменилась. К. С. Мережковский в эксикатах (Mereschkowsky C., 1913) издал под № 70 *Physcia tribacia* (Ach.) Nyl. Эти образцы были переопределены нами как *P. dubia* (Hoffm.) Lettau. По-видимому, и упоминание *Physcia tribacia* (Ach.) Nyl. для окр. Казани Мережковским (1920 : 134) относится к *P. dubia*.

76. *P. stellaris* (L.) Nyl. — на камнях (12), деревянных заборах (3, 10, 26, 27, 40, 45), железобетоне (16), шифере (12), железной крыше (48 А). [Казань, 1909, К. С. Мережковский (KAZ)]. Часто. Встречаемость вида не изменилась. К. С. Мережковский (1920 : 133—134) приводит для этого вида f. *albogranulosa* Mereschk. («дубовые кресты старых заброшенных могил на казанском кладбище»), однако эта форма не признается монографами (Moberg, 2002).

77. *P. tenella* (Scop.) DC. — на камнях (16, граните — 40), деревянных заборах (3, 16), деревянном столбе (40), железобетоне (2, 40), искусственном субстрате (16). [Казань, 1913, К. С. Мережковский, (KAZ)]. На заборах. Обычно. Встречаемость вида не изменилась. Приводимая Мережковским (1920 : 134) для Казани, *Physcia tribacia* (Ach.) Nyl. var. *labrosa* Mereschk., по образцам, хранящимся в Гербарии Казанского университета, относится к *P. tenella*.

78. *P. tribacia* (Ach.) Nyl. — на тёсовой кровле (48 Б).

79. *Physconia distorta* (With.) J. R. Laundon — на деревянных заборах (3, 14) [Mereschkowsky C., Lich. Ross. exs., N 48—50, 1913; 1883, П. Н. Крылов (KAZ, LE — 21 образец); 1909, К. С. Мережковский (KAZ — 8 образцов, LE — 2 образца); 1910, он же (KAZ — 11 образцов); 1913, он же (KAZ — 9 образцов)]. На заборах. Часто. Вид встречается так же часто и в тех же местообитаниях. К. С. Мережков-

ский (1920) приводит для *P. distorta* из окр. г. Казани много разновидностей и форм, которые не признаются монографами (Moberg, 2002).

80. *P. enteroxantha* (Nyl.) Poelt — на железобетоне (16).

81. *P. grisea* (Lam.) Poelt — на деревянных заборах (49), тёсовой кровле (48 Б).

82. *Platismatia glauca* (L.) W. L. Culb. et C. F. Culb. — на деревянном заборе (2 В), веревке (2 Е). [Старый Петергоф, на старой веревке, свисающей со старой деревянной крыши, 1925, И. А. Райкова (LE)].

83. *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf — на деревянных заборах, крыше (2). [Старый Петергоф, Сергиевка, крыша оранжереи, 1925, К. А. Рассадина (LE)].

84. *Punctelia subrudecta* (Nyl.) Krog — на обработанной древесине (51 А, Б).

85. *Rinodina archaea* (Ach.) Arnold — на деревянном заборе (3 А). Отмечался Мережковским (1920) в Казани на заборах. В настоящее время не найден.

86. *R. bischoffii* (Hepp.) A. Massal. — на бетоне (12).

87. *R. exigua* (Ach.) Gray — на деревянных заборах (3 А—Г, 10, 26). Встречаемость вида не изменилась.

88. *R. sophodes* (Ach.) A. Massal. — на деревянных заборах (3 Б—Г).

89. *Sarcogyne regularis* Körb. — на бетоне (13), цементе (5, 19), кирпичах (13).

90. *Scoliciosporum chlorococcum* (Graewe ex Stenh.) Vězda — на деревянных заборах (2, 3, 12, 40), деревянных столбах (40), бетоне (12), цементе (2), кирпичах (10, 26), железной крыше (48 А).

91. *S. umbrinum* (Ach.) Arnold — на железной крыше (2 Д). [Старый Петергоф, парк Сергиевка, на старой железной крыше сарая к юго-востоку от дворца, 2004, Д. Е. Гимельбрант, Л. А. Конорева, И. С. Степанчикова (LECB)].

92. *Stereocaulon tomentosum* Fr. — на обработанной древесине (2 Г). [Старый Петергоф, Сергиевка, парк, с крыш оранжерей, 1925, К. А. Рассадина (LE, LECB)]. При инвентаризации флоры парка Сергиевка в 2004 г. вид не обнаружен (Гимельбрант, 2005).

93. *Tephromela atra* (Huds.) Hafellner — на обработанной древесине (52).

94. *Trapeliopsis flexuosa* (Fr.) Coppins et P. James — на обработанной древесине и досках (2). [Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, N 190 («ad ligna vetusta, praecipue carbonisata in sylvis prope pag. Lachta (distr. Petropolitana, leg. Elenkin, 1900)»; Лахта, 1899, А. А. Еленкин (LE); Старый Петергоф, Сергиевка, на старых досках у западной стены дворца, 2004, Д. Е. Гимельбрант, Л. А. Конорева, И. С. Степанчикова (LECB)].

95. *Tuckermanopsis chlorophylla* (Willd.) Hale. — на деревянном заборе (27).

96. *Usnea hirta* (L.) Weber ex F. H. Wigg. — на деревянных заборах (26, 27).

97. *Verrucaria deversa* Vain. — на (каменной) опоре старого моста (38).

98. *V. muralis* Ach. — на камнях (2, 16), известняке (41), граните (44), мраморе (22), бетоне (2, 10, 32), железобетоне (16, 40, 41), цементе (2, 16, 19), кирпичах (2, 15, 40, 44), строительном растворе (32). [Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, N 150 (leg. Elenkin, 1903) (LE)].

99. *V. nigrescens* Pers. — на камнях (2, 16, 32), бетоне (2, 6, 32), железобетоне (16), цементе (2, 16), кирпичах (2, 32, 48), строительном растворе (32, 48 А).

100. *Vulpicida pinastri* (Scop.) J.-E. Mattsson et M. J. Lai — на камнях (2), деревянных заборах (2, 10, 45) и крыше (2). [Старый Петергоф, Сергиевка, парк, с крыши оранжереи, 1925, К. А. Рассадина (LE)].

101. *Xanthoria candelaria* (L.) Th. Fr. — на камнях (13), деревянных заборах (5, 13), крышах (13), железобетоне (13).

102. *X. elegans* (Link) Th. Fr. — на камнях (14), бетоне (2, 6), искусственном субстрате (14). [Старый Петергоф, парк Сергиевка, на бетоне фонарного столба и фун-

даменте в восточной части дворца, единично, 2004, Д. Е. Гимельбрант, Л. А. Конорева, И. С. Степанчикова (LECB)].

103. *X. fallax* (Hepp) Arnold — на известковых стенах (3), деревянных заборах (3). Казань [П. Н. Крылов, 1883 (LE); Mereschkowsky C., Lich. Ross. exs., N 42, 1913; 1909, К. С. Мережковский; 1910, он же (KAZ)].

104. *X. parietina* (L.) Th. Fr. — на камнях (2, 12, 14), граните (41), известковых стенах (3), известковых тумбах (49), деревянных заборах (2, 3, 5, 10, 12, 14, 24, 26, 27, 40, 49), на деревянной крышке колодца (41), обработанной древесине (51), железобетоне (2, 14, 22, 40), бетоне (10, 12, 32), кирпичах (48), строительном растворе (32, 48), железной крыше (48), толе (3), искусственном субстрате (14). А. А. Еленкин (1907 : 275) отмечал, что данный вид «нередок на старых стенах (откуда название), кирпичах, валунах; часто на изгородях и заборах». Встречаемость не изменилась.

105. *X. polycarpa* (Hoffm.) Th. Fr. ex Rieber — на камнях (12, 14, 16), деревянных заборах (1 B, 2, 10, 16), обработанной древесине (12, 13), железобетоне (10, 16), на железной крыше (48 A), искусственных субстратах (14). [С.-Петербург «по берегу р. Невы: Островки, на заборах», 1918, В. П. Савич (LE)]. [«Москва, Ходынское поле. На деревянной изгороди, в слабо освещенных местах. Весьма обильно по всей изгороди. 1.04.1910, И. П. Петров» (MW)]. Встречаемость не изменилась.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев М. П. Дополнение к лихенофлоре Калининградской области России: лишайники каменистых субстратов // Новости систематики низших растений. 2002. Т. 36. С. 68—72.

Андреев М. П., Веденеев А. М. Эпилитные лишайники Волгоградской области (юго-восток европейской части России) // Новости систематики низших растений. 2001. Т. 35. С. 112—120.

Байбаков Э. И., Ситников А. П. Лихенофлора г. Казани: изменение видового состава в историческом аспекте // Вестник ТО РЭА. 2000. № 1. С. 41—47.

Бязров Л. Г. Видовое разнообразие лишайников Москвы // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 1996. Т. 101. № 3. С. 68—77.

Бязров Л. Г. Лишайники в экологическом мониторинге. М., 2002. 336 с.

Веденеев А. М. Лишайники Сарепты (Волгоградская область) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 11. С. 100—107.

Гейден К. Л. Список растений, собранных в Московской губернии на экскурсиях с 1896 по 1899 г. // Фармацевт. М., 1900. № 3. С. 70.

Голубкова Н. С., Малышева Н. В. Влияние роста города на лишайники и лихеноиндикация атмосферных загрязнений г. Казани // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 8. С. 1145—1154.

Горчаков Г. И., Попов К. Н. Строительные материалы // Большая советская энциклопедия. М., 1976. 3-е изд. Т. 24. Кн. 1. С. 582—583.

Домбровская А. В. Конспект флоры лишайников Мурманской области и северо-восточной Финляндии. Л., 1970. 118 с.

Еленкин А. А. Флора лишайников Средней России. Юрьев, 1906—1911. 1906а. Ч. 1. С. 1—183 с.; 1907. Ч. 2. С. 184—359; 1911. Ч. 3, 4. С. 360—682.

Закутнова В. И., Пилипенко Т. А. Мониторинг лишайников дельты Волги. Астрахань, 2004. 116 с.

Катаева О. А. Аннотированный список видов лишайников Новгородской области // Новости систематики низших растений. 2002а. Т. 36. С. 114—143.

Красная книга Вологодской области. Т. 2. Растения и грибы. Вологда, 2004. 360 с.

Красная книга города Москвы. М., 2001. 624 с.

Красная книга природы Ленинградской области. Т. 2. Растения и грибы / Отв. ред. Н. Н. Цвелёв. СПб., 2000. 672 с.

Красная книга природы Санкт-Петербурга / Отв. ред. Г. А. Носков. СПб., 2004. 416 с.

Макаревич М. Ф. *Lecanora* // Определитель лишайников СССР. Л., 1971. С. 72—146.

Малышева Н. В. Флора лишайников Татарской АССР. Дисс. ... канд. биол. наук. Л., 1979. 249 с.

Малышева Н. В. Лихенофлора музея-заповедника «Парк Монрепо» // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 3. С. 17—24.

Малышева Н. В. Лишайники Санкт-Петербурга. 1. Современная лихенофлора и ее анализ // Бот. журн. 1996а. Т. 81. № 6. С. 23—30.

Малышева Н. В. Лишайники Санкт-Петербурга. 2. Изменение лихенофлоры за 270 лет // Бот. журн. 1996б. Т. 81. № 7. С. 55—72.

Малышева Н. В. Лишайники городов Ивановской области // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 2. С. 59—67.

Малышева Н. В. Растения средневековых крепостей Северо-Запада России. 2. Псковский и Новгородский кремли // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 10. С. 42—52.

Малышева Н. В. Лишайники Санкт-Петербурга. СПб., 2003а. 100 с. (Труды С.-Петерб. об-ва естествоиспыт. Сер. 3. Т. 79).

Малышева Н. В. Лишайники малых городов Северо-Запада России // Бот. журн. 2003б. Т. 88. № 10. С. 40—50.

Малышева Н. В. Лишайники города Пскова. 1. Краткий анализ лихенофлоры // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 7. С. 1070—1077.

Малышева Н. В. Лишайники городов Европейской России: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2005. 38 с.

Мережковский К. С. К познанию лишайников окрестностей Казани // Тр. Бот. музея РАН. 1920. Т. 18. С. 93—142.

Мучник Е. Э. Лишайники города Воронежа // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 4. С. 614—624.

Пауков А. Г. Флора лишайников г. Екатеринбурга / Тр. Первой Российской лихенологической школы (Апатиты, 06—12.08.2000 г.). Петрозаводск, 2001. С. 113—133.

Пчёлкин А. В. Распространение лишайников в Москве. Деп. в ВИНИТИ 5.10.1998. № 2910—В. М., 1998. 21 с. ВНИИ охраны природы.

Рассадина К. А. О лишайниках б. Петергофского уезда Ленинградской губернии // Труды Бот. музея АН СССР. Л., 1930. Вып. 22. С. 223—271.

(*Савич В. П.*) *Savicz V. P.* Lichenotheca Rossica. Decas IV (1935) // Тр. БИН. Сер. II. Вып. 2. 1934. С. 1—4 (отд. оттиск); Decas XIII (1963) // Бот. матер. Отдела споровых растений БИН АН СССР. 1963. Т. 16. С. 1—5.

Седельникова Н. В., Свирко Е. В. Видовое разнообразие лишайников новосибирского Академгородка // Сибирский экологический журнал. 2003. № 4. С. 479—486.

Строительные материалы (материаловедение и технология): Учебное пособие / Под ред. В. Г. Микульского. М., 2002. 536 с.

Толпышева Т. Ю., Андрианова Л. А. Лихенофлора памятников деревянного зодчества. 2. Кирилло-Белозерский монастырь // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. № 4. С. 38—43.

Щёкина В. В. Лишайники Благовещенска (Амурская область) и его окрестностей // Бот. журн. 2002а. Т. 87. № 2. С. 90—95.

Щёкина В. В. Таксономическое и эколого-ценотическое разнообразие населения лишайников в ландшафте города Благовещенска и его окрестностей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2002б. 24 с.

Brightman F. H., Seaward M. R. D. Lichens on man-made substrates / Lichen ecology. Ed. by M. R. D. Seaward. 1977. P. 253—293.

Christensen S. N. Epilithic lichen vegetation of corrugated asbestos-cement roof tiles in the Copenhagen area // Graphis Scripta. 2004. Vol. 15. Hf. 1—2. P. 7—13.

Elenkin A. Lichenes florae Rossiae et regionum confinium orientalium // Тр. Имп. С.-Петерб. бот. сада. 1904. Т. 24. Вып. 1. С. 1—118.

Moberg R. Phaeophyscia // Nordic lichen flora. Vol. 2. *Physciaceae*. Uddevalla, 2002. P. 27—31.

Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tønsberg T., Vitikainen O. Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Uppsala, 2004. 359 p.

SUMMARY

105 lichen species were found on man-made substrata in 52 cities of Russia. Their taxonomic composition, ecological specificity and distribution are discussed.

УДК 581.14 : 582.571.2 (470.21) Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 11

© Т. В. Филимонова

ОНТОГЕНЕЗ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ *ALCHEMILLA ALPINA* (*ROSACEAE*) В МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

T. V. FILIMONOVA. ONTOGENY AND AGE STRUCTURE OF POPULATIONS OF *ALCHEMILLA ALPINA* (*ROSACEAE*) IN MURMANSK REGION

Полярно-альпийский ботанический сад-институт КНЦ РАН
184256 Мурманская обл., Кировск-6
E-mail: flora@aprec.ru
Поступила 19.05.2005
Окончательный вариант получен 15.02.2006

Изучен онтогенез и выявлены особенности прохождения его этапов у *Alchemilla alpina*. Приведено морфологическое описание разновозрастных особей: проростков, ювенильных, имматурных, виргинильных, молодых, средневозрастных и старых генеративных, сенильных. Определена возрастная структура популяций из различных районов Мурманской обл. Установлено влияние антропогенных факторов на возрастную структуру популяций. Для этого вида выявлен базовый онтогенетический спектр.

Ключевые слова: онтогенез, возрастные спектры, *Alchemilla alpina*, Мурманская обл.

Изучение структурных и онтогенетических особенностей растений (характера нарастания и ветвления побеговых систем, динамики формирования побегов, длительности их малого цикла, побего-, листо- и корнеобразования, темпов отмирания) имеет решающее значение для определения жизненных форм. Такие данные необходимы при исследовании биологической продуктивности видов (Борисова, Попова, 1966), а также механизмов и путей адаптогенеза (Антропова, 1990). Изучение возрастного состава, отражающего в определенной мере тенденцию развития ценопопуляций, также невозможно без исследования большого жизненного цикла развития растений.

Вид *Alchemilla alpina* (манжетка альпийская) занесен в Красную книгу Мурманской обл.

Ранее были проанализированы генетические формы *A. alpina* в условиях культуры (Turesson, 1958). С конца 1950-х годов вид интродуцирован в питомниках Полярно-альпийского ботанического сада-института (ПАБСИ), где были изучены всхожесть семян, первые этапы онтогенеза и фенология (Филиппова, 1981). Семенная продуктивность, состояние популяций на о-ве Кильдин и п-ове Рыбачий, а также экологическая и фитоценотическая приуроченность этого вида в Мурманской обл. описана А. А. Похилько (1985). А. А. Нотовым (1993) сделан сравнительный биоморфологический анализ *A. alpina* с другими видами рода *Alchemilla* комплекса *A. vulgaris*.

Вопрос о морфологических признаках возрастных состояний и особенностях прохождения большого жизненного цикла *A. alpina* остался невыясненным в литературе. Представляет также интерес выявление возрастной структуры популяций вида из различных районов Мурманской обл., поскольку эти популяции находятся на северо-восточной границе ареала вида.

Цель данной работы — охарактеризовать возрастные состояния *A. alpina* и выявить возрастную структуру отдельных популяций с последующим прогнозированием перспективы их развития.

Материал и методика

Для исследований были выбраны следующие местонахождения *Alchemilla alpina*: западный склон горы Айкуайвенчорр (Хибинские горы, 700 м над ур. м.), долина ручья Эльмарайок (Ловозерские горы, 400 м над ур. м.).

Хибинские и Ловозерские горы входят в состав центрального горного района Мурманской обл., для которого характерен континентальный климат. В пределах данного горного района климат высокогорий, приподнятых над окружающей местностью более чем на 500 м, существенно отличается от климата соседних низменных районов и долин. Летом и в переходные сезоны температура быстро понижается с высотой, поэтому лето, весна и осень в высокогорных районах значительно холоднее, чем в соседних предгорьях и котловинах. Средняя температура летнего сезона в предгорьях составляет около 12 °C, а в высокогорьях приблизительно на 5° ниже. Безморозный период составляет от 50 до 90 дней, причем продолжительность его сокращается с подъемом в горы. Абсолютные максимумы температуры с апреля по август заметно выше в низинах, чем в горных районах, так как в низинах на повышении температуры воздуха сказывается дополнительный радиационный прогрев. По этой же причине летом и весной наблюдается понижение относительной влажности — более значительное в низинах, чем в горных районах. В низинах летом и весной относительная влажность составляет около 70, а в горах — около 80 %. Годовые суммы осадков в горных районах свыше 900 мм, т. е. более чем в два раза превышают то же количество осадков на предгорьях и равнинах. Продолжительность бесснежного периода колеблется от 80 до 160 дней. Средняя скорость ветра и устойчивость его направления зависят в большей степени от условий рельефа. С высотой максимальная скорость увеличивается и может достигать 60 м/с. В узких долинах возникают местные ветры, направленные вдоль долины или ущелья (Яковлев, 1961).

Наблюдения проводились в июле—августе 2004 г. методом закладки временных площадок 1 × 1 м в двух популяциях: ловозерской и хибинской. В ловозерской популяции было заложено 30 площадок. В хибинской популяции 20 площадок закладывали в местах, подверженных вытаптыванию (нарушенных), и 10 — в ненарушенных местах. При учете обилия сопутствующих видов использовали шестибалльную шкалу Друде (Полевая..., 1964). Для определения возрастной структуры популяций за учетную единицу принимались особи семенного происхождения (генеты). В отдельных случаях учитывались особи вегетативного происхождения, отделившиеся в результате партикуляции от материнского растения (раметы). На живых растениях, выкопанных на месте исследования, были изучены все возрастные состояния *A. alpina*. Описание онтогенетических групп было сделано по схеме возрастных состояний, предложенной Т. А. Работновым (1950) и дополненной другими авторами (Уранов, 1967; Смирнова и др., 1976; Заугольнова и др., 1988; Антропова, 1990). Индекс возрастности определялся по формуле: $S = (P - p)/(P + p)$, где P — старая часть популяции (старые генеративные и сенильные особи), p — молодая часть популяции (проростки, имматурные, виргинильные, молодые и средневозрастные генеративные особи) (Уранов, 1975). Индекс возрастности изменяется в пределах от −1 до +1, при отрицательных значениях в популяциях хорошо представлены молодые особи. Названия растений, в сообществе которых произрастает *A. alpina*, даны по С. К. Черепанову (1995).

Результаты и обсуждение

Alchemilla alpina — многолетнее травянистое растение с розеткой прикорневых широкопочковидных или полукруглых сверху темно-зеленых, голых, снизу блестящих шелковисто-серебристых от густых, плотно прижатых волосков, до основания рассеченных на 5—7 сегментов листьев. Корневище горизонтально распростертое, его терминальная часть, несущая листья, приподнята над землей. Стебли 6—18 см выс. Стеблевые листья немногочисленные, редуцированные, большей частью трехсегментные. Цветки в плотных шаровидных клубочках, желтовато-зеленые (Похилько, 1985). Плод орешек. Способ нарастания побегов соответствует «архитектурной модели», названной Т. И. Серебряковой (1977) как «моноподиально-розеточное растение». Отличительные черты этой модели следующие. Взрослые цветущие растения образуют два типа специализированных побегов, резко разграниченных между собой и никогда не переходящих друг в друга: скелетные розеточные вегетативные — многолетние и цветоносные — однолетние. Цветоносные побеги — исключительно пазушные, удлиненные, развивающиеся на скелетном побеге и целиком отмирающие после цветения и плодоношения, т. е. типично монокарпические и моноциклические. Скелетные побеги — короткометамерные, нарастают моноподиально своей верхушкой, остающейся всегда в вегетативном состоянии. Вегетативный скелетный побег не образует верхушечного цветоносного участка, и вся его ось целиком после отмирания боковых цветоносов и листьев остается в составе многолетнего тела растения (Серебрякова, Петухова, 1978).

Фитоценотическая характеристика исследуемых популяций

Изученные популяции произрастают в двух местообитаниях. Всего в растительных группировках с *A. alpina* было отмечено 50 видов сосудистых растений, из которых постоянно сопутствуют этому виду во всех местообитаниях *Anthoxanthum alpinum*, *Bistorta vivipara*, *Bartsia alpina*, *Solidago lapponica*, *Empetrum hermaphroditum*, *Euphrasia frigida*, *Vaccinium myrtillus*, *Omalotheca norvegica*, *Antennaria dioica*, *Avenella flexuosa*, *Festuca ovina*, *Juncus trifidus*, *Phyllodoce caerulea* (см. таблицу). Хибинская популяция произрастает в горно-тундровом поясе с поздно таю-

Виды травяно-кустарничкового яруса тундровых сообществ
Хибинских и Ловозерских гор (Мурманская обл.) с их обилием по шкале Друде

Популяция I (Хибинские горы)	Обилие	Популяция II (Ловозерские горы)	Обилие
	Сосудистые растения		
Agrostis borealis	sol		
Betula nana	sol		
Carex bigelowii	sp		
Deschampsia cespitosa	cop_1		
Diapensia lapponica	sol		
Loiseleuria procumbens	sol		
Nardus stricta	sp		
Omalotheca supina	un		
Phleum alpinum	un		
Poa annua	un		
Salix glauca	sol		
Sibbaldia procumbens	un		

Популяция I (Хибинские горы)	Обилие	Популяция II (Ловозерские горы)	Обилие
Trientalis europaea	un		
Vaccinium uliginosum	sp		
Alchemilla alpina	cop_1	*Alchemilla alpina*	cop_1
Antennaria dioica	sp	*Antennaria dioica*	cop_1
Achillea millefolium	sol	*Achillea millefolium*	sp
Anthoxanthum alpinum	cop_1	*Anthoxanthum alpinum*	sp
Avenella flexuosa	cop_1	*Avenella flexuosa*	sp
Bartsia alpina	sol	*Bartsia alpina*	sol
Bistorta vivipara	sp	*Bistorta vivipara*	sp
Chamaenerion angustifolium	sp	*Chamaenerion angustifolium*	sp
Empetrum hermaphroditum	cop_2	*Empetrum hermaphroditum*	sp
Euphrasia frigida	sp	*Euphrasia frigida*	sol
Festuca ovina	cop_1	*Festuca ovina*	sol
Hieracium alpinum	sp	*Hieracium alpinum*	un
Juncus trifidus	cop_1	*Juncus trifidus*	sp
Linnaea borealis	sol	*Linnaea borealis*	sol
Omalotheca norvegica	sol	*Omalotheca norvegica*	sol
Phyllodoce caerulea	sp	*Phyllodoce caerulea*	sp
Pyrola media	sol	*Pyrola media*	sol
Salix phylicifolia	sol	*Salix phylicifolia*	sp
Solidago lapponica	cop_1	*Solidago lapponica*	cop_1
Vaccinium myrtillus	cop_2	*Vaccinium myrtillus*	sp
Vaccinium vitis-idaea	cop_1	*Vaccinium vitis-idaea*	sol
		Angelica sylvestris	sol
		Astragalus frigidus	sol
		Betula tortuosa	sol
		Campanula rotundifolia	sol
		Castilleja lapponica	sol
		Dianthus superbus	sp
		Dryas octopetala	sp
		Festuca rubra	sol
		Geranium sylvaticum	cop_1
		Juniperus sibirica	un
		Orthilia secunda	sol
		Oxytropis sordida	sp
		Populus tremula	un
		Salix lanata	sol
		Taraxacum croceum	sol

щим снегом по берегам пересыхающего озера, т. е. бóльшую часть вегетацион- ного сезона популяция испытывает умеренное увлажнение, а в жаркое лето — засуху, о чем свидетельствует обилие злаков в фитоценозе (8 видов). Здесь также встречаются типично тундровые виды *Carex bigelowii, Diapensia lapponica, Hieracium alpinum, Juncus trifidus, Loiseleuria procumbens, Phyllodoce caerulea* и др. (см. таблицу). Отмечено расселение популяции по склону горы и по насыпи противолавинной дамбы.

В отличие от предыдущей, ловозерская популяция изучалась у верхней границы пояса березовых криволесий по берегам непересыхающего ручья в зарослях ив, что обеспечивает ей более стабильный гидрологический режим в течение всего сезона.

Местами отдельные куртины *A. alpina* растут над водой или заливаются водой. В состав сопутствующих видов сосудистых растений входят как типично тундровые (*Dryas octopetala*, *Juncus trifidus*, *Oxytropis sordida* и др.), так и представители лесного пояса (*Angelica sylvestris*, *Geranium sylvaticum*) (см. таблицу).

Онтогенетические состояния *Alchemilla alpina*

В онтогенезе *A. alpina* присутствуют все возрастные состояния от проростков до сенильных особей.

Семена манжетки сплюснуто яйцевидные. Длина семян 1.5—1.7 мм, ширина — 1.0—1.2 мм. Созревают во второй половине августа—сентябре. Зрелые семена осыпаются и рассеиваются вблизи материнского растения. При наличии уклона они могут выноситься потоками воды на некоторое расстояние от материнской особи.

Проростки (см. таблицу-вклейку, *а*). Прорастание надземное. Семядоли цельные, округлые, 0.1—0.2 см в диам. Они остаются до первой зимовки, затем отмирают. К концу фазы растения достигают в высоту 0.5—1 см. На них развивается 1—2 зеленых листа. Листовая пластинка настоящего листа проростка заметно отличается от взрослого растения — цельная, колокольчатой формы, трехлопастная, с обеих сторон опушенная. Дл. листовых пластинок около 0.3 см, шир. — около 0.2 см. Глубина проникновения первичного и двух-трех придаточных корней — 1.9—2.1 см. Наиболее благоприятными для развития проростков являются сырые, защищенные от ветра места. В естественных местообитаниях фаза проростка длится весь вегетационный сезон первого года жизни.

Ювенильные особи (см. таблицу-вклейку, *б*; рис. 1, *а*). В этом возрастном состоянии особи манжетки пребывают в течение 2—4 лет. Годичный прирост составляет 0.3—0.5 см. Ежегодно образуются 2—4 листа и на данной стадии развития формируется розетка. Листовые пластинки несут 3 относительно широких до основания рассеченных сегмента от обратнояйцевидной до широкоэллиптической формы с тремя-четырьмя крупными зубцами на верхушке. Некоторые из сегментов могут быть с обеих сторон опушенными. Уже на данном этапе онтогенеза проявляется принадлежность *A. alpina* к категории летнезимнезеленых растений, поскольку ювенильные особи по окончании вегетационного сезона уходят под снег с зелены-

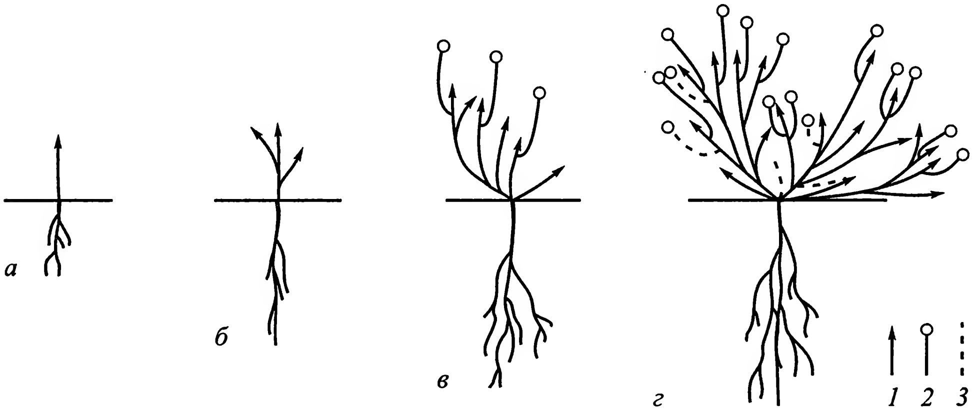


Рис. 1. Схема строения особей *Alchemilla alpina* в разных возрастных фазах.

а — ювенильная особь, *б* — виргинильная особь, *в* — молодая генеративная особь, *г* — средневозрастная генеративная особь. *1* — вегетативный побег, *2* — генеративный побег, *3* — отмершие побеги.

ми листьями. Это свойство сохраняется до последних этапов развития растений. Остатки прилистников сохраняются довольно долго, благодаря чему можно определить возраст растений на первых этапах онтогенеза. В дальнейшем эти остатки окончательно разрушаются. Нарастание ортотропное.

Высота ювенильных особей варьирует от 1.0 до 2.5 см. Корневая система представлена главным и значительным числом боковых корней первого и второго порядков до 5.0 см дл.

Имматурные особи (рис. 1, *в*). Переход в имматурное состояние характеризуется началом формирования корневища и придаточных корней. Ветвление еще не происходит, так как имеется одна ось, которая начинает нарастать плагиотропно. Высота надземной части растения 3.5—5.0 см. За вегетационный сезон образуется 3, реже 4 листа. Листовые пластинки сверху полностью голые, имеют 4—5 сегментов, отдельные листья могут нести 3 сегмента — признак ювенильности. Листовые сегменты приобретают форму, свойственную взрослым растениям. Число зубцов на верхушке сегмента увеличивается до 5—7, они становятся относительно мелкими. Диаметр листовой пластинки 1.0—1.5 см. Остатки черешков отмерших листьев долго сохраняются на побеге. Ежегодный прирост в длину 0.5—0.7 см. Имматурная фаза длится в течение 3—5 лет.

Виргинильные особи (см. таблицу-вклейку, *г*). В виргинильное состояние манжетка переходит на 6—8-м году жизни; продолжительность его 6—7 лет. В самом начале этого состояния в естественных условиях трудно разграничить виргинильные и имматурные особи. В виргинильном состоянии у особей манжетки полностью формируются 5—6-сегментные листовые пластинки диаметром более 2.0 см, за сезон в розетке развивается 4—5 листьев. Некоторые из них сохраняются до следующего сезона. Листья первой генерации текущего года более мелкие, чем листья срединной формации. К концу сезона самые последние листья остаются в неразвернутом или полураскрытом состоянии. У виргинильных особей начинается образование боковых побегов второго порядка, которые после нескольких лет роста дают побеги следующего порядка, и происходит формирование новых боковых осей (рис. 1, *б*). Нотов (1993) указывает, что терминальная почка материнского побега может отмирать, однако перевершинивание — достаточно редкое явление у *A. alpina*. В целом для вида характерно моноподиальное нарастание. Годичный прирост вегетативных побегов увеличивается до 1.5—2.0 см. На корневище развиваются более мощные придаточные корни, которые прижимают ось к поверхности субстрата и втягивают ее в почву, таким образом растения полностью переходят к плагиотропному росту. В базальной части оси первичная кора слущивается и вместе с ней сбрасываются листовые основания. Главный корень достигает в длину более 20 см и на 10—15 см углубляется в землю.

Молодые генеративные особи (см. таблицу-вклейку, *д*). В генеративную фазу особи *A. alpina* вступают на 12—15-м году жизни. Молодая генеративная особь может вследствие отмирания боковых побегов оставаться одноосной или формировать 3—4 скелетные оси, отходящие от главной под углом 30—40° (рис. 1, *в*). Наиболее мощными и жизнеспособными являются терминальные побеги основных скелетных осей. Из пазушных почек в базальной части этих побегов образуются монокарпические генеративные побеги. Цветочные почки закладываются в пазухах верхних стеблевых листьев генеративных побегов. На одном побеге развивается от 80 до 120 цветков. Вегетативные побеги третьего порядка обычно меньших размеров и нередко отмирают. У основания 8—10-летних ветвей в зоне старых годичных приростов раскрываются спящие почки, из которых также развиваются довольно слабые побеги. Особь может состоять из 5—10 вегетативных и 2—3 генеративных побегов.

В этом возрастном состоянии главный корень еще хорошо выделяется среди придаточных корней и достигает в длину 30 см. Он может сохраняться до конца жизни растения, но функция питания постепенно переходит к придаточным корням, а главный корень скорее служит для закрепления растения в субстрате.

Средневозрастные генеративные особи (см. таблицу-вклейку, *е*). В этот период происходит интенсивное ветвление скелетных осей, которые несут более сотни вегетативных побегов и несколько десятков генеративных. В базальной части одного вегетативного побега может развиваться одновременно два генеративных побега. На протяжении этой фазы происходит окончательное структурное формирование тела растения (рис. 1, *г*). Образуется своеобразная «плоская» подушка, достигающая в диаметре 50—70 см. Главная ось становится менее заметна, толщина ее сравнима с толщиной боковых осей, так что выделить ее бывает достаточно сложно. Наиболее активное образование побегов происходит в краевых частях, а в центре куртины постепенно создаются неблагоприятные для кущения условия, поэтому здесь оно слабее. Вегетативные побеги, образующиеся в этой части куртины, более мелкие. Основная масса генеративных побегов также сосредоточена на периферии. Отдельные скелетные оси могут обособляться от материнского растения за счет отмирания тканей в нижней части оси. Отделившаяся часть особи продолжает самостоятельное существование.

Корневая система представлена большей частью придаточными корнями, которые в этом возрасте достигают максимальных размеров. Главный корень почти не отличается от придаточных.

Старые генеративные особи. Процессы отмирания усиливаются и начинают преобладать над процессами нарастания. Обособленных частей когда-то единой особи становится все больше. Таким образом, прослеживается партикуляция — характерный признак старения особи. Отмершие ткани не всегда разрушаются, поэтому отделившаяся часть особи может быть связана с материнским растением неразрушившимися остатками корневища.

Бóльшая часть побегов располагается по периферии куртины, а в центральной части находятся одревесневшие участки ветвей, лишенные или почти лишенные побегов. Отмирание происходит от центра к периферии. Длина наиболее старых скелетных осей 20—25 см, причем на три четверти они погружены в почву. Снижается интенсивность образования вегетативных побегов, уменьшаются их размеры. Значительно сокращается количество генеративных побегов. У старых генеративных растений *A. alpina* их обычно не более 10.

Сенильные растения. Старческие куртины встречается очень редко, видимо, до этого возрастного состояния особи доживают в исключительных случаях. Особи представляют собой систему отмерщих скелетных осей, несущих небольшие группы или одиночные вегетативные побеги. Отмершие части особи составляют 80—90 %. Ветвление почти не наблюдается, слабые процессы возобновления происходят за счет нарастания оставшихся побегов. Из спящих почек могут развиваться побеги небольших размеров с признаками ювенильности.

Численность и плотность популяций

Популяция в Хибинских горах занимает около 250 м^2. На площади 30 м^2 насчитывается 94 особи *A. alpina*. Плотность на 1 м^2 составляет 3.1 особи. Ловозерская популяция простирается более чем на 100 м вдоль ручья. Плотность этой популяции очень близка к хибинской и составляет 98 особей на 30 м^2 (3.3 особи на 1 м^2).

В обеих популяциях особи местами агрегируются в локусы со средним диаметром 60—70 см. Расстояние между отдельными локусами варьирует от нескольких десятков сантиметров до нескольких метров. В местах с более густым травяным покровом особи *A. alpina* рассеяны и не образуют локусов.

Возрастная структура популяций

В хибинской и ловозерской популяциях были обнаружены растения различных возрастных состояний: проростки, имматурные, взрослые вегетативные, молодые, средневозрастные и старые генеративные особи. Сенильных особей в Ловозерских горах не было найдено, а в Хибинах — лишь в единственном экземпляре. В нарушенной части хибинской популяции абсолютный максимум приходится на виргинильные особи (рис. 2), а также молодые генеративные особи. Этот тип возрастного спектра обнаруживает сходство с описаниями спектров, приводимыми для популяций п-ова Рыбачий. Эти популяции расположены в местах, подверженных вытаптыванию оленями. Как указывает А. А. Похилько (1995), под действием вытаптывания происходят более быстрое отделение от материнского растения и образование особей вегетативного происхождения, поэтому в возрастном спектре довольно много взрослых вегетативных и молодых генеративных растений. В результате увеличения количества этих особей происходит неглубокое омоложение популяции. Здесь подтверждается вывод, сделанный Л. Б. Заугольновой и О. В. Смирновой (1978), о том, что на возрастную структуру наиболее сильно влияют антропогенные воздействия.

В ненарушенной части хибинской популяции абсолютный максимум приходится на средневозрастные генеративные особи; повышается процент участия в возрастной структуре проростков и ювенильных особей (рис. 3). Последнее, вероятно, обусловлено более благоприятными условиями для прорастания семян. Обобщенный возрастной спектр, характеризующий хибинскую популяцию, в целом можно отнести к нормальному полночленному типу (рис. 4). Максимум средневозрастных генеративных особей можно объяснить наибольшей продолжительностью этого состояния и наименьшей элиминацией в этой группе особей. Возрастной спектр этого типа свойственен популяции, представляющей независимую совокупность, способную к самовозобновлению и самоподдержанию без приноса зачатков извне

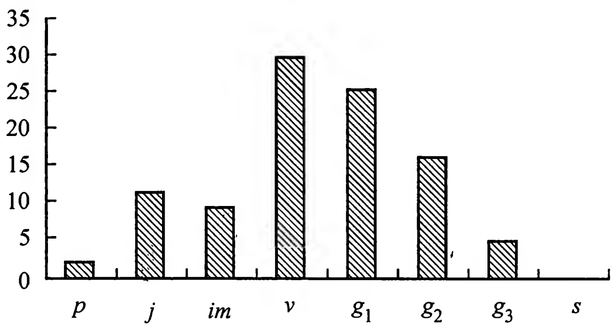


Рис. 2. Возрастной спектр нарушенной части хибинской популяции *Alchemilla alpina* (Мурманская обл., 2004 г.).

p — проростки, *j* — ювенильные особи, *im* — имматурные особи, *v* — виргинильные особи, g_1 — молодые генеративные особи, g_2 — средневозрастные генеративные особи, g_3 — старые генеративные особи, *s* — сенильные особи.

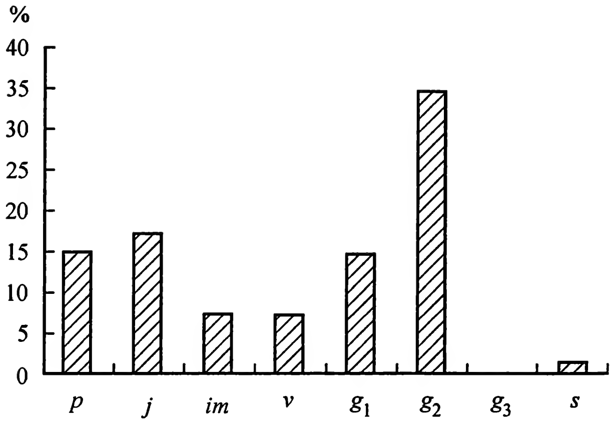


Рис. 3. Возрастной спектр ненарушенной части хибинской популяции *Alchemilla alpina* (Мурманская обл., 2004 г.).

Обозначения те же, что на рис. 2.

(Уранов, 1975). Популяции *A. alpina* с подобным распределением возрастных состояний отмечены на ненарушенных местообитаниях п-ова Рыбачий и о-ва Кильдин (Похилько, 1985, 1995). Из этого, по-видимому, можно заключить, что для *A. alpina* данный тип возрастного спектра является базовым.

В ловозерской популяции процент особей начальных этапов онтогенеза значительно выше, чем в других популяциях (рис. 5), что объясняется, вероятно, наличием оптимальных экологических условий для развития растений (хорошее увлажнение и относительная защищенность от ветра под пологом кустов). Это же обеспечивает и довольно быстрое прохождение первых этапов онтогенеза и перехода во взрослое вегетативное состояние. Таким образом, возрастной спектр данной популяции является левосторонним с преобладанием виргинильных особей.

Индекс возрастности свидетельствует о молодости обеих популяций, в Хибинских горах он равен –0.9091, а в Ловозерских горах S = –0.9693.

Таким образом, в жизненном цикле *A. alpina* выделяются 3 этапа. На первом (от прорастания семени до цветения) главная ось растения нарастает моноподиально, затем происходит накопление побегов последовательных порядков, что приводит к разрастанию особи и усложнению ее структуры. Начинается формирование

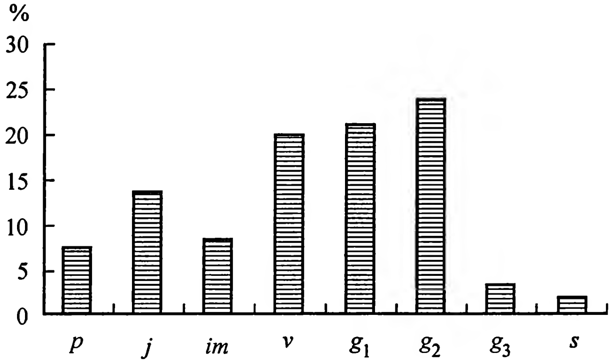


Рис. 4. Общий возрастной спектр хибинской популяции *Alchemilla alpina* (Мурманская обл., 2004 г.).

Обозначения те же, что на рис. 2.

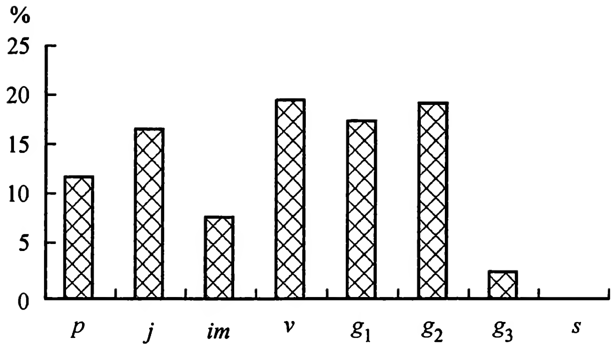


Рис. 5. Возрастной спектр ловозерской популяции *Alchemilla alpina* (Мурманская обл., 2004 г.). Обозначения те же, что на рис. 2.

скелетных осей. Наблюдается увеличение размеров листьев, усиление корневой системы. Второй этап развития растения включает период жизни от молодого генеративного состояния до старого генеративного. Он характеризуется наибольшим расцветом особей. Происходит оформление скелетных осей, усложняется их структура. Интенсивность побегообразования высока. У средневозрастных растений по мере отмирания самых старых частей корневища теряется целостность куртины. К концу этапа постепенно снижается способность к образованию генеративных побегов, активность побегообразования падает, начинают проявляться черты, свойственные третьему, заключительному этапу онтогенеза. Третий этап жизни растений охватывает период от старого генеративного до сенильного состояния включительно. Вследствие снижения темпов побегообразования упрощается структура тела растения. В старческом возрасте прекращается цветение, отдельные живые участки разъединены массой мертвых остатков. Постепенно происходит отмирание всей куртины. Общая картина большого жизненного цикла *A. alpina* сходна с таковой многих тундровых корневищных растений.

Судя по составу возрастной структуры, изученные популяции являются устойчивыми и способными к достаточно долгому самоподдержанию. В изученных популяциях присутствуют особи всех возрастов. Распределение возрастных состояний в них неодинаково и определяется влиянием факторов окружающей среды. Так, вытаптывание затрудняет семенное возобновление и ведет к снижению числа проростков. В то же время увеличивается число особей вегетативного происхождения, что обусловливает максимум вегетативных и средневозрастных генеративных особей в онтогенетическом спектре. Хорошее увлажнение и защищенность от ветра создают оптимальные условия для прорастания семян и развития проростков и ювенильных особей.

Базовый онтогенетический спектр *A. alpina* относится к нормальному полночленному типу с максимумом на средневозрастных генеративных особях.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность А. А. Похилько и И. В. Блиновой за оказанную помощь в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антропова Г. Л. Биоморфология розоцветных Северо-Востока СССР. Владивосток, 1990. 128 с.

Борисова И. В., Попова Т. А. Значение исследования биологоморфологических особенностей растений для разработки методики учета их биологической продуктивности // Бот. журн. 1966. Т. 56. № 5. С. 1289—1293.

Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Комарова А. С. и др. // Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 184 с.

Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В. Возрастная структура ценопопуляций многолетних растений и ее динамика // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39. № 6. С. 849—858.

Нотов А. А. Некоторые анатомо-морфологические особенности манжетки альпийской (*Rosaceae*) // Жизненные формы: онтогенез и структура. М., 1993. С. 61—65.

Полевая геоботаника / Под ред. Е. М. Лавренко и А. А. Корчагина. М.; Л., 1964. Т. III. 530 с.

Похилько А. А. Материалы к биологии *Alchemilla alpina* L. (манжетки альпийской) // Ботанические исследования за Полярным кругом. Апатиты, 1985. С. 31—37.

Похилько А. А. Возрастная структура и динамика ценопопуляций некоторых редких видов флоры Мурманской области // Отчет о научно-исследовательской работе по теме «Биологические основы популяционного мониторинга и сохранение генофонда ценных и редких видов растений в экосистемах европейского севера». Мурманск, 1995. С. 23—26.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. III. Геоботаника. 1950. № 6. С. 7—204.

Серебрякова Т. И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразований // Бюл. МОИП. 1977. Т. 82. Вып. 5. С. 112—128.

Серебрякова Т. И., Петухова Л. С. «Архитектурная модель» и жизненные формы некоторых травянистых розоцветных // Бюл. МОИП. 1978. Т. 3. Вып. 6. С. 51—65.

Смирнова О. В., Заугольнова О. Б., Ермакова И. М. и др. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 216 с.

Уранов А. А. Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия) // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М., 1967. С. 3—8.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7—34.

Филиппова Л. Н. Биология северных растений при введении их в культуру. Л., 1981. 117 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Яковлев Б. А. Климат Мурманской области. Мурманск, 1961. 199 с.

Turesson G. Observations on some clones and clones progenies in *Alchemilla alpina* L. // Bot. Notiser. 1958. Bd III. Hf 1. S. 154—159.

SUMMARY

The results of the study of *Alchemilla alpina* ontogeny are represented. The morphological descriptions of different age specimens are given. The age structure of the *Alchemilla alpina* populations from different localities of Murmansk Region is determined. The influence of environmental factors on the age structure is shown. The base ontogeny spectrum for *Alchemilla alpina* is revealed.

УДК 581.4 : 582.594.4 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 11

© М. Г. Вахрамеева

ОНТОГЕНЕЗ И ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ *DACTYLORHIZA FUCHSII* (*ORCHIDACEAE*)

M. G. VAKHRAMEEVA. ONTOGENY AND POPULATION DYNAMICS OF *DACTYLORHIZA FUCHSII* (*ORCHIDACEAE*)

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,
биологический факультет, кафедра геоботаники
119899 Москва, Ленинские горы
Факс (495) 9392777
E-mail: vakhrameeva@herba.msu.ru
Поступила 28.03.2006

Обсуждаются результаты 25-летнего изучения онтогенеза и динамики популяций *Dactylorhiza fuchsii* на территории Московской и сопредельных областей. Охарактеризованы морфологические особенности онтогенетических стадий и их продолжительность. Установлена периодичность цветения растений и вторичного покоя. Определена длительность жизненного цикла (25—30, редко 40 лет). В ненарушенных условиях около 27 % ювенильных растений доживают до генеративного состояния. Прослежена зависимость возрастной структуры и численности популяции от погодных условий, фитогенных, зоогенных и антропогенных факторов.

Ключевые слова: онтогенез, динамика популяций, *Dactylorhiza fuchsii*, Европейская Россия.

Семейство орхидных привлекает к себе внимание в связи с редкостью, уязвимостью к антропогенным воздействиям, своеобразием биологии и необходимостью охраны многих его представителей. Для разработки методов сохранения орхидей необходимо иметь достаточно полное представление об их онтогенезе, способах и интенсивности размножения, динамике численности и возрастной структуре популяций, реакции на изменение окружающей среды и т. п. Изучение популяций европейских орхидных впервые было осуществлено в Швеции (Tamm, 1948). Работа в этом направлении активизировалась в разных странах Европы только после 1985 г. (Kull, 2002). Обычно длительность наблюдений редко превышает 10 лет, кроме того учитываются лишь две группы особей — вегетативные и генеративные, а нередко только одна — генеративные растения. Более подробно структуру популяций исследовал T. C. E. Wells (1967, 1981), который помимо вегетативных и генеративных растений учитывал впервые появившиеся, отмершие растения и растения, находящиеся во вторичном покое. Это позволило ему более точно оценить динамику популяций. Другими исследователями (Tamm, 1972, 1991; Inghe, Tamm, 1988) были проведены более длительные наблюдения (в течение нескольких десятилетий). В России изучение различных видов орхидных на популяционном и организменном уровнях с учетом развития каждой особи в составе изучаемых популяций (от первого появления над поверхностью почвы до отмирания) предпринято в 1970-е годы (Вахрамеева, Денисова, 1980). В настоящем исследовании анализируются данные по изучению онтогенеза, динамики численности и возрастной структуры популяций, а также факторов, определяющих эту динамику, на примере одного из представителей рода *Dactylorhiza*. Работа проводилась в течение 25 лет на территории России.

Материал и методика

Объектом исследования является *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó — относительно широко распространенный вид, образующий достаточно крупные популяции. Это обычный для Средней России вид (Аверьянов, 2000), встречающийся в разреженных лесах (чаще широколиственных и елово-широколиственных), по лесным полянам и опушкам, реже на зеленомошных низинных болотах.

Материал собирали начиная с 1973 г. на постоянных и временных пробных площадях в разных частях ареала. Основные исследования вели на территории Звенигородской биостанции Московского университета (70 км к западу от Москвы). Кроме того, в течение ряда лет изучали этот вид на территории Приокско-Террасного заповедника и в рекреационной зоне по Внуковскому шоссе в окрестностях Москвы, а также во время многочисленных экспедиций на территориях Вологодской, Калининградской, Иркутской, Смоленской, Тверской, Свердловской и других областей. В местах заложения постоянных пробных площадей регулярно осуществляли подробные геоботанические описания. Сведения по среднесуточной температуре воздуха, почвы и осадкам предоставлены метеостанцией МГУ. Наблюдения за растениями проводили трижды за сезон: в конце мая, в конце июня, в середине августа. Мы руководствовались методиками, разработанными отечественными исследователями (Работнов, 1950; Ценопопуляции..., 1976; Динамика..., 1985). Кроме того, использовали некоторые подходы, предложенные в исследованиях зарубежных орхидологов (Wells, 1981; Tamm, 1948, 1991; Willems, 1989). Поскольку определить календарный возраст орхидных практически невозможно, особенно у формирующих тубероиды видов, мы используем понятие онтогенетическое (возрастное) состояние (Работнов, 1985), характеризующееся определенным набором морфологических, физиологических и биохимических признаков, связанных с этапом онтогенеза, которые выражаются в изменении размера и числа органов, интенсивности цветения, микоризообразовании и т. д. Обычно у наземных орхидных выделяют следующие онтогенетические состояния: протокорм (проросток), ювенильное, имматурное, взрослое виргинильное, генеративное и сенильное. При изучении возрастного состава популяций орхидных приходится несколько отступать от обычных подходов (Вахрамеева и др., 1987; Вахрамеева, 2000). В частности, не подсчитывать число проростков, так как они находятся под землей и их изъятие нанесет непоправимый ущерб популяции. Группа взрослых вегетативных растений включает как взрослые виргинильные, так и временно не цветущие генеративные, поскольку, как правило, невозможно точно определить, цвело или нет растение в прошлые годы. Не учитывают обычно в составе популяции и число сенильных, так как в большинстве случаев растения отмирают, не переходя в сенильное состояние.

Чтобы иметь представление о реальной длительности жизни растений, все особи были этикетированы и места произрастания закартированы, что позволяло следить за жизнью каждого растения — первое появление над поверхностью почвы, переход в следующее онтогенетическое состояние, вторичный покой, цветение, плодоношение и отмирание.

Многолетние наблюдения мы проводили на 5 постоянных пробных площадях в Московской обл., но более подробно остановимся на одной, наиболее показательной с нашей точки зрения.

В начале наблюдения (1973 г.) *D. fuchsii* рос в злаково-разнотравном сообществе на опушке разреженного елового леса с примесью мелколиственных деревьев (серой ольхи, березы бородавчатой и осины). В травостое преобладали *Anthoxanthum odoratum*, *Briza media*, *Trifolium pratense*, общее проективное покрытие составляло 90 %. Почва была дерново-подзолисто-глеевая, pH корнеобитаемого горизонта почвы — 5.94. К 1998 г. характер сообщества заметно изменился: общее проективное покрытие снизилось до 60 %, преобладали *Deschampsia cespitiosa*, *Alchemilla* sp., исчезли прежде доминировавшие виды. Началось наступление подроста осины и серой ольхи, в меньшей степени ели.

Результаты исследования

Онтогенетические состояния *D. fuchsii* внешне достаточно легко различаются (рис. 1). Морфометрические признаки, их характеризующие, представлены в табл. 1. Размеры и длина корней не всегда четко различаются в разных онтогенетических состояниях. Наиболее показательными (индикаторными) признаками служат: число жилок на листьях, число придаточных корней, соотношение длины и ширины нерассеченной части тубероида. Наши исследования показали, что о возрастном состоянии особи можно судить только по ее надземной части, так как коэффициент корреляции между морфологическими признаками подземных и надземных органов, по крайней мере у формирующих тубероиды орхидных, достаточно высок: r = 0.7 (Вахрамеева, Денисова, 1980). Это очень важно, особенно при работе с редкими растениями, к которым принадлежит большинство изучаемых видов орхидей.

Изучение растений от их первого надземного появления до отмирания позволило выяснить некоторые особенности онтогенеза изучаемого вида. В частности, определена длительность отдельных стадий онтогенеза (табл. 2). Средняя продол-

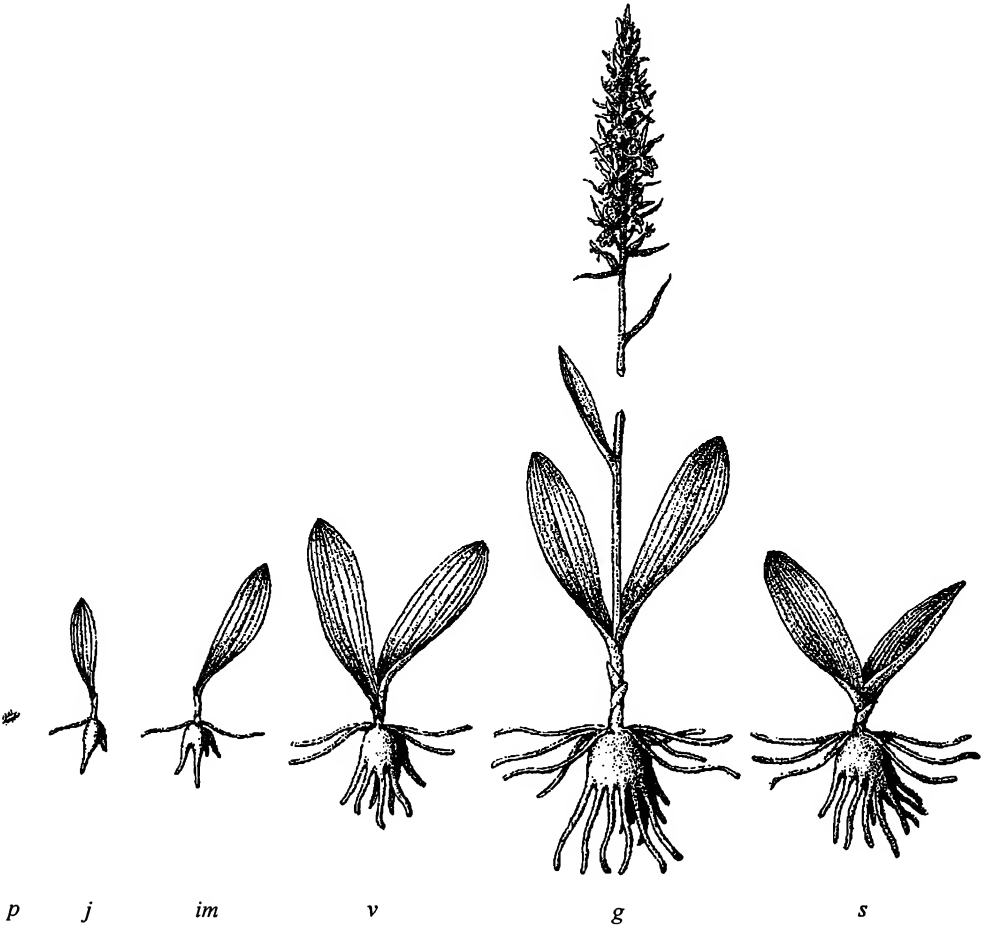


Рис. 1. Онтогенетические состояния *Dactylorhiza fuchsii*.
p — проросток, *j* — ювенильное, *im* — имматурное, *v* — взрослое виргинильное, *g* — генеративное, *s* — сенильное.

ТАБЛИЦА 1

Морфологические признаки онтогенетических состояний *Dactylorhiza fuchsii*

Признак	Онтогенетическое состояние			
	ювенильное	имматурное	взрослое вегетативное	генеративное
Число листьев	1	1—2	2—3	4—6(7)
Длина листа,* см	6.80 ± 0.60	9.00 ± 0.40	10.20 ± 0.19	11.00 ± 1.87
Ширина листа,* см	1.06 ± 0.09	1.20 ± 0.18	1.80 ± 0.70	2.00 ± 0.09
Число жилок в нижнем листе	2—4	6—8	10	10—14
Длина тубероида,** см	0.7 ± 0.12	0.90 ± 0.18	1.00 ± 0.13	1.20 ± 0.05
Ширина тубероида,** см	0.30 ± 0.08	0.7 ± 0.08	1.00 ± 0.14	2.50 ± 0.21
Соотношение длины и ширины тубероида	1 : 0.5	1 : 0.8	1 : 1.4	1 : 2
Число корней	1	2	3—4	5—6(8)
Длина корней, см	1.0—2.5	3—5	5—7(10)	9—14(15)

Примечание. * — нижний лист, ** — нерассеченная часть тубероида.

жительность всех онтогенетических стадий прегенеративного периода 2 (в случае ювенильных редко 3) года. Генеративная стадия может длиться 9 и более лет. Сенильная стадия, как правило, продолжается 1, очень редко 2 года, хотя растения на этой стадии не всегда можно обнаружить. Стадия протокорма, судя по литературным сведениям (Ziegenspeck, 1936; Summerhayes, 1951; Rasmussen, 1995), длится около 2 лет. Это косвенно подтверждается и нашими наблюдениями в природных условиях: на третий год после успешного плодоношения обычно наблюдается вспышка численности («волна возобновления») ювенильных особей (Вахрамеева, Денисова, 1980).

В одних и тех же условиях темпы надземного развития отдельных особей одной и той же популяции заметно различаются. При быстром темпе растения зацветают на 4-й год после первого появления над поверхностью почвы, при замедленном темпе — на 13—14-й год. Длительность жизненного цикла в природных условиях 25—30 лет, у отдельных особей до 40 лет. Так, генеративное состояние четырех растений началось в 1973 г. и продолжалось в 2002 г. Таким образом, они, по крайней мере 29 лет, находились в генеративном состоянии, имея несколько перерывов в цветении.

Важным свойством орхидных является способность переходить в состояние вторичного покоя, что может быть вызвано различными причинами: неблагоприятными погодными условиями, засухой, ослаблением растений после первого цветения, резким изменением освещенности или условий увлажнения. Роль микоризы при этом очень важна, так как грибы снабжают растение во время его пребывания

ТАБЛИЦА 2

Длительность онтогенетических состояний *Dactylorhiza fuchsii* (годы)

Стадия онтогенеза, число изученных растений	M ± m	Max	Min	CV
Ювенильная, n = 95	2.60 ± 0.14	6	1	53.5
Имматурная, n = 92	1.97 ± 0.13	5	1	65.4
Взрослая вегетативная, n = 85	2.05 ± 0.12	4	1	52.7
Генеративная, n = 213	9.20 ± 0.54	21	1	52.3

ТАБЛИЦА 3

Длительность периода вторичного покоя (годы) в различные периоды онтогенеза *Dactylorhiza fuchsii*

Возрастное состояние	M ± m	Max	Min
Ювенильное	1.50 ± 0.07	4	1
Имматурное	1.70 ± 0.09	3	1
Взрослое вегетативное	1.80 ± 0.16	3	1
Генеративное	1.30 ± 0.12	3	1

под землей необходимыми питательными веществами (Dijk et al., 1997; Kull, 2002, и др.). Длительность пребывания во вторичном покое 1—3 года, в исключительных случаях 4 года (табл. 3). Если после этого растение не появилось, то оно, вероятно, погибло. Изредка некоторые (чаще ювенильные) растения появляются после вторичного покоя уже на следующей онтогенетической стадии. В среднем ежегодно от 8 до 15 % особей пребывают во вторичном покое. В отдельные благоприятные годы ни одно растение в популяции не переходит в состояние вторичного покоя. Надо заметить, что некоторые наиболее мощные особи популяции (около 7 %) вообще не нуждаются во вторичном покое, в то время как другие (около 10 %) способны переходить во вторичный покой 2 (редко 3) раза. Такую же длительность вторичного покоя (1—3 года) и в отдельные годы его полное отсутствие отмечают и у других европейских орхидных (Hutching, 1987; Wells, Cox, 1991). Однако растения некоторых корневищных видов, например *Cephalanthera rubra*, могут находиться в состоянии вторичного покоя 20 и более лет (Summerhayes, 1951).

Мы проследили выживаемость (кривая исчерпания) разновозрастной когорты особей *D. fuchsii* (рис. 2) с 1977 по 1986 г. Общая численность за 10 лет уменьшилась с 96 до 37 особей (выжил 41 % особей), из которых лучше всего сохранилась группа взрослых вегетативных (78 %), хуже остальных — ювенильные растения (26 %).

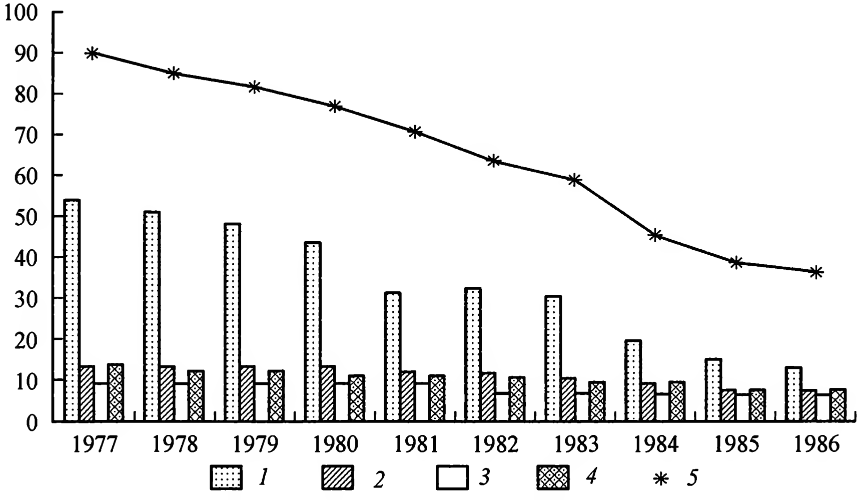


Рис. 2. Кривая выживаемости разновозрастной когорты особей *Dactylorhiza fuchsii*.

1 — ювенильные, *2* — имматурные, *3* — взрослые вегетативные, *4* — генеративные, *5* — общая численность. По оси абсцисс — годы, по оси ординат — число особей.

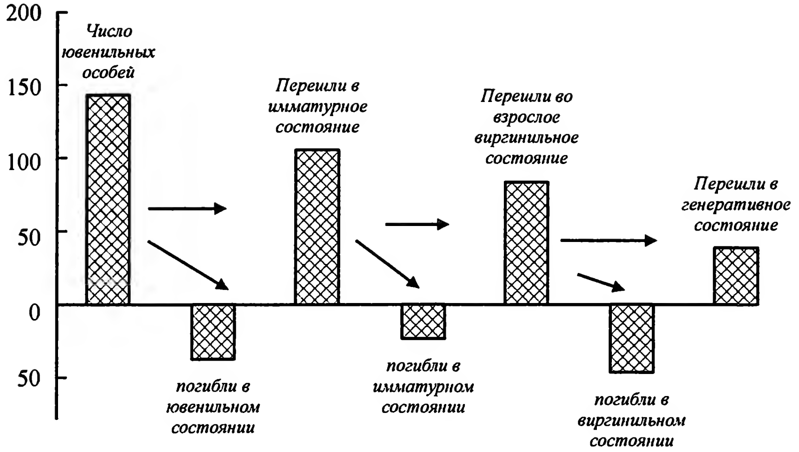


Рис. 3. Выживаемость особей *Dactylorhiza fuchsii*, появившихся в 1977 г., на различных этапах онтогенеза.

По оси ординат — число растений.

Изучение выживаемости одновозрастной когорты из 143 ювенильных особей *D. fuchsii*, впервые зарегистрированных на площадке в 1977 г. (рис. 3), показало, что не перешли в имматурное состояние и погибли 37 растений. Из 106 растений, ставших имматурными, не перешли во взрослое виргинильное и погибли 22 растения и максимальное число растений — 45 (из 84 взрослых виргинильных) погибли при переходе в генеративное состояние. Таким образом, до генеративного состояния дожили 39 растений, что составляет 27 % от первоначального числа наблюдаемых растений (этот процент значительно выше, чем у многих широко распространенных видов растений).

Мы подсчитали число протокормов вне пределов пробных площадей (но в сходных условиях) и обнаружили, что их число примерно в 1.7—2 раза превышает число ювенильных растений на той же площади (Вахрамеева, 2000). Видимо, в онтогенезе *D. fuchsii* критическими переходами, характеризующимися наиболее интенсивной гибелью особей, можно считать переход в ювенильное и генеративное состояния.

Изучение генеративных растений (табл. 4) показало заметное различие между молодыми, средневозрастными и старыми генеративными особями: молодые и ста-

ТАБЛИЦА 4

Некоторые характеристики генеративных растений *Dactylorhiza fuchsii*

Признак	Значение
Длительность генеративной стадии, годы	9.20 ± 0.54
Среднее число лет цветения	3.90 ± 0.40
Максимальное число лет цветения без перерывов	11
Число цветков при первом цветении	14.40 ± 1.10
Число цветков у средневозрастных генеративных растений	25.40 ± 2.06
Число цветков у старых генеративных растений	17.00 ± 1.46
Средний % плодоношения	63.80 ± 7.30
Среднее число семян в одной коробочке	3700 ± 895
Среднее число коробочек на генеративном растении	14.50 ± 1.70
Среднее число семян на одно генеративное растение (побег)	53 650 ± 6 250
Среднее число семян на 1 м^2	85 740 ± 7 012

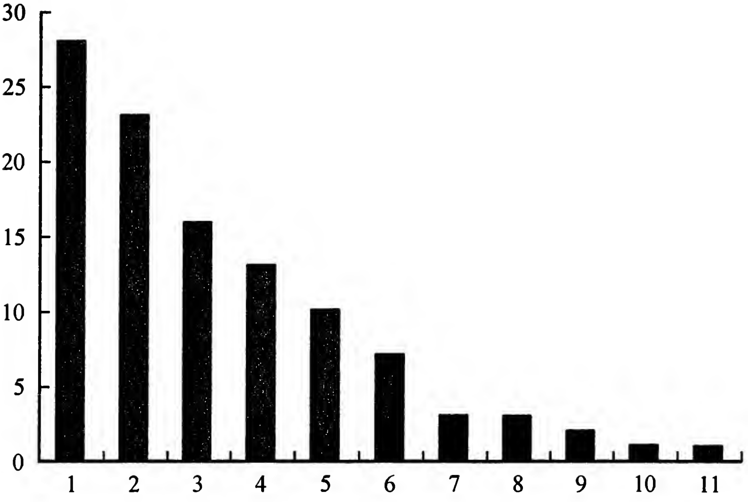


Рис. 4. Число цветений у разных особей *Dactylorhiza fuchsii* на протяжении онтогенеза в изучаемой популяции.

По оси абсцисс — число цветений в онтогенезе, по оси ординат — число растений.

рые имеют меньшее число цветков, чем средневозрастные, у старых нередко цветки в верхней части соцветия недоразвиты, более низкий процент завязывания плодов. В неблагоприятных условиях у старых генеративных растений завязывается всего 2—3 (6) плодов (преимущественно в нижней части соцветия). Число семян в плоде и на единицу площади довольно велико. К сожалению, жизнеспособность семян не была исследована.

Не выявлено какой-либо строгой закономерности в длительности и регулярности цветения растений изучаемого вида (рис. 4). Обычно около 60 % растений цветут 1—3 раза в течение жизни, около 3 % растений могут цвести и 9, и даже 11 раз. Одни особи цветут без перерыва несколько лет, другие строго через год, третьи с неравными перерывами. Связь регулярности цветения с возрастом растения не выявлена. Максимальное число генеративных растений обычно наблюдается на следующий год после теплого и умеренно влажного лета. Нерегулярность цветения отмечена и у других видов европейских орхидных, что обычно связывают как с погодными условиями, так и с различными эндогенными факторами (Wells, 1967, 1981; Tamm, 1972, 1991; Willems, 1989, и др.).

Результаты многолетних наблюдений за динамикой популяции *D. fuchsii* (включая общее число особей, вегетативные, генеративные, вновь появившиеся, отмершие и растения в состоянии вторичного покоя) приведены на рис. 5. Четко выделяются три этапа в жизни популяции: становление (1—4 года), расцвет (5—15 лет), старение и угасание популяции (снижение численности, отсутствие ювенильных растений — начиная с 16 лет). На 8-й (1980 г.) и 12-й (1984 г.) годы наблюдений отмечено увеличение числа отмерших и «спящих» растений, что связано и в том и другом случаях с майской засухой в предшествующие 1979-й и 1983-й годы (рис. 6—8). Именно в это время отмечены необычно высокая температура и почти полное отсутствие осадков, что крайне неблагоприятно сказывается на судьбе молодых растений (ювенильных, имматурных), туберoccurs и корни которых расположены в верхних быстро пересыхающих горизонтах почвы. Надо отметить, что в эти же годы пострадали молодые растения и других формирующих тубероиды видов орхидных, например *Platanthera bifolia* и *P. chlorantha.* Наиболее резко снизилась

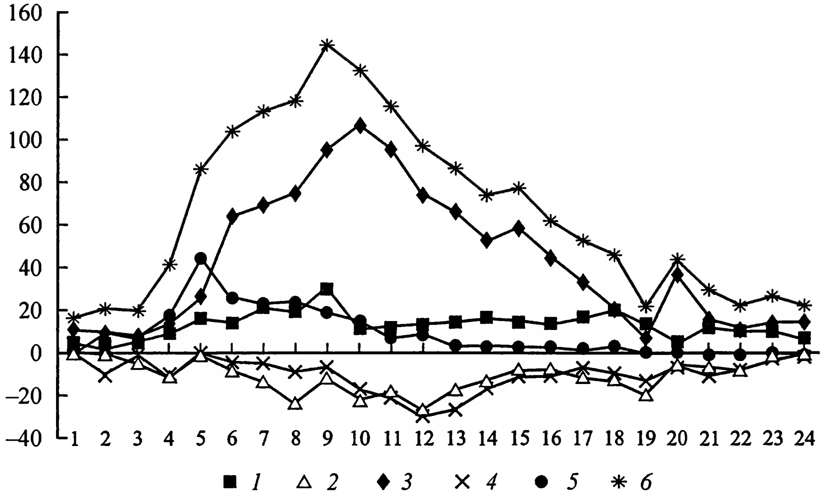


Рис. 5. Динамика популяции *Dactylorhiza fuchsii* за 24 года (1973—1997 гг.).

1 — генеративные особи, *2* — в состоянии покоя, *3* — вегетативные, *4* — погибшие, *5* — новые, *6* — общее число особей. По оси абсцисс — годы, по оси ординат — число особей.

численность популяции на 19-й год наблюдений (1991 г.), так как после необычно холодного и сырого лета во вторичный покой перешли не только молодые, но и взрослые особи. Однако через год (в 1993 г.) численность популяции снова увеличилась в результате выхода растений из состояния вторичного покоя, но затем снова снизилась и все последние годы сохраняется на низком уровне. Регресс популяции в последние годы вызван преимущественно влиянием фитогенного фактора — существенным изменением флористического состава фитоценоза: увеличением численности сильных в конкурентном отношении травянистых растений (*Deschampsia cespitosa*, *Alchemilla* sp.), появлением подроста древесных видов растений (*Alnus incana*, *Populus tremula*, *Picea abies*).

За все годы наблюдений существенного отрицательного воздействия беспозвоночных животных и грибов на изучаемый вид не было отмечено. Листогрызущие

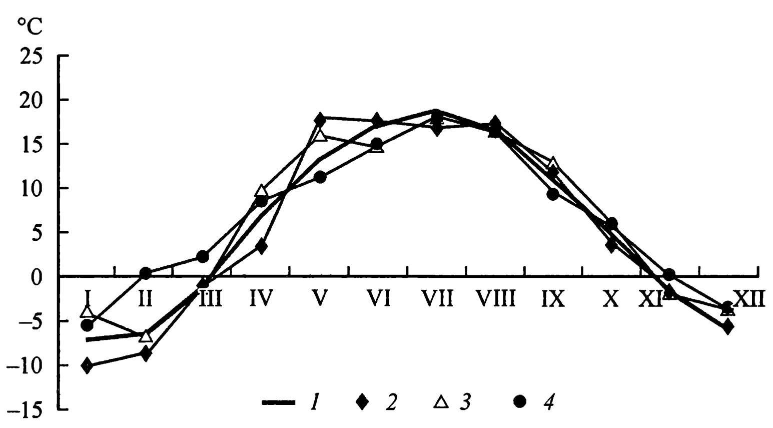


Рис. 6. Среднемесячная температура воздуха в разные годы в изученном районе.

По оси абсцисс — месяцы, по оси ординат — температура, °C. Температура воздуха: *1* — средняя, *2* — в 1979 г., *3* — в 1983 г., *4* — в 1990 г.

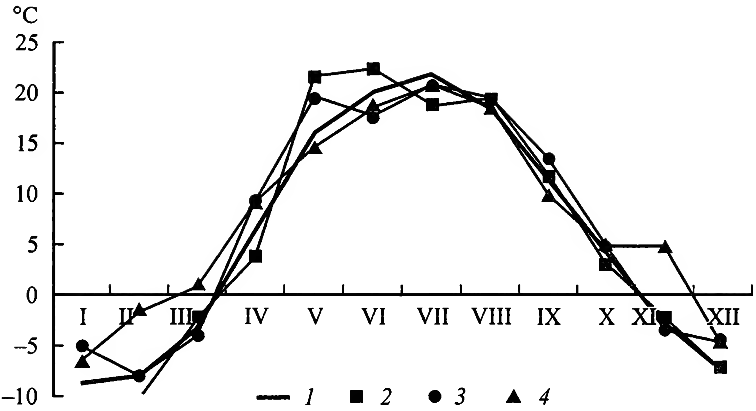


Рис. 7. Среднемесячная температура почвы в изученном районе.

По оси абсцисс — месяцы, по оси ординат — температура, °C. Температура почвы: *1* — средняя месячная, *2* — в 1979 г., *3* — в 1983 г., *4* — в 1990 г.

насекомые отсутствовали. Иногда появлялись пауки, раскидывающие в соцветии (обычно в верхней его части) паутину, что препятствовало успешному опылению цветков. Изредка отмечали «укусы» насекомых в виде бурых точек на листьях. Грибных заболеваний не наблюдали. Более заметным было воздействие позвоночных животных. Мышевидные грызуны в отдельные зимы съедали около 5 % (от 2.1 до 7.5 %) клубней преимущественно взрослых растений. Ходы животных хорошо заметны ранней весной. Такими «мышиными» были, например, зимы 1973/74 и 1982/83 гг. На освободившемся месте обычно появлялись ювенильные особи, что несколько снижало нанесенный ущерб. Один раз за все годы наблюдений в малоснежную зиму 1975 г. изучаемый вид сильно пострадал от кабанов — на одной из постоянных пробных площадей было съедено 110 из 140 растений.

При сравнении онтогенетических спектров свыше 50 популяций *D. fuchsii* в различных частях ареала было выявлено их существенное сходство (табл. 5). Базовый спектр популяций вида оказался следующим: ювенильные растения — 14 %,

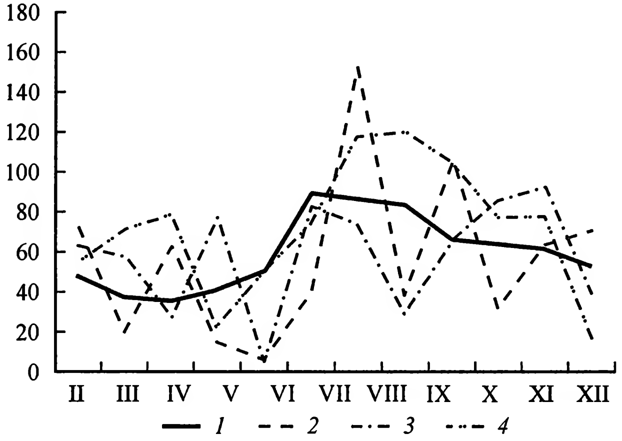


Рис. 8. Среднемесячное количество осадков в изученном районе.

По оси абсцисс — месяцы, по оси ординат — количество осадков, мм. Количество осадков: *1* — среднее, *2* — в 1979 г., *3* — в 1983 г., *4* — в 1990 г.

ТАБЛИЦА 5

Возрастные спектры (%) и плотность популяций (число особей на м^2) *Dactylorhiza fuchsii* в разных условиях местообитаний

Местообитание	*j*	*im*	*v*	*g*	Плотность
Низинный луг, Вологодская обл.	15	35	27	23	5.4
Опушка смешанного леса, Вологодская обл.	17	15	32	36	2.9
Низинный сенокосный луг, Московская обл.	14	27	36	23	5.4
Там же через 10 лет после прекращения сенокошения	3	7	64	21	1.4
Опушка березового леса, Московская обл.	15	23	29	33	7.1
Там же через 10 лет рекреации	2	5	76	17	1.2
Базовый возрастной спектр	14	18	42	26	

имматурные — 18, взрослые вегетативные — 42, генеративные — 26 %. В мало нарушенных и ненарушенных условиях возрастные спектры близки к базовому, но при антропогенном воздействии ювенильные и имматурные растения исчезают. Начинают преобладать взрослые растения, популяция быстро стареет, снижается плотность популяции, а позднее она исчезает. Так произошло, например, после 10 лет рекреации с одной из изучаемых популяций в Московской обл. С другой стороны, такое воздействие, как сенокошение, влияет в основном положительно, и после его прекращения вследствие бурного развития сильных в конкурентном отношении растений популяция *D. fuchsii* выпадает. Обычно при антропогенном воздействии деградация популяций происходит значительно быстрее, чем под влиянием ухудшения условий местообитания, вызванных естественными причинами.

Обсуждение

Изучение многолетней динамики популяций *D. fuchsii* как в Московской, так и в других областях европейской части России показало, что в типичных для вида условиях общая численность популяций довольно стабильна и из года в год колеблется обычно в пределах 5—20 %. Надо отметить, что это относится, по нашим наблюдениям, и к другим видам орхидных, имеющим аналогичную жизненную форму, например *Platanthera bifolia*, *P. chlorantha*, *Dactylorhiza incarnata*. Высказываемая иногда точка зрения о сильных флуктуациях популяций орхидных (Summerhayes, 1951), вероятно, связана с тем, что учитывали только генеративные особи, численность которых действительно резко изменяется по годам (в зависимости от погодных условий в год заложения генеративных органов). Однако, так как временно не цветущие генеративные растения переходят в группу взрослых вегетативных, общая численность популяции остается на том же уровне. Иногда резко может изменяться и численность ювенильных растений, особенно в годы «волны возобновления» и ближайшие следующие за ними 1—3 года. Преобладание в возрастном спектре взрослых вегетативных и генеративных растений связано с большей длительностью пребывания особей в этом возрастном состоянии и не свидетельствует о неблагополучном состоянии или старении популяции.

Для оценки самоподдержания популяции формирующих тубероиды видов орхидных, размножающихся почти исключительно семенами, важно учитывать не только число семян, но способность семян к прорастанию. В этом направлении большинство европейских орхидных, в том числе и *D. fuchsii*, изучены недостаточно. Есть сведения (в основном о северо-американских наземных орхидеях), что процент прорастания семян очень низок, а смертность протокормов высока (Rasmussen, Whigham, 1998). Очень важны в этом отношении исследования Е. В. Андроновой (2003), показавшей на примере *D. maculata* s. l., что низкий процент прорастания семян в значительной мере можно объяснить тем, что семена нормального размера с зародышем составляют всего 11.6 % от общего числа семян, да и то они прорастают не все — только 39 %. Сведения о качестве и жизнеспособности семян совершенно необходимы для понимания и оценки состояния популяции орхидных и путей их сохранения.

Нередко переоценивается способность формирующих тубероиды видов орхидных к вегетативному размножению, особенно в тех случаях, когда растения расположены плотными группами (Summerhayes, 1951). По нашему мнению, это в большинстве случаев объясняется присутствием в почве (обычно в пределах ризосферы материнских растений) микоризообразующих грибов, необходимых для прорастания семян. С достоверностью о вегетативном размножении можно утверждать, лишь обнаружив два (или более) органа возобновления у одной особи. За все годы наблюдений на постоянных площадях нами было отмечено всего 7 случаев вегетативного размножения *D. fuchsii*, причем в одном случае были обнаружены сразу три тубероида (и соответственно позже сформировались три растения). Полученные нами данные согласуются с литературными (Hutching, 1987; Willems, Melser, 1998) о крайней редкости вегетативного размножения у формирующих тубероиды видов орхидных.

Погодные условия в зависимости от района исследования и особенностей местообитания влияют на состояние популяций орхидных по-разному (Kull, 2002). Наши наблюдения выявили, что весенне-раннелетняя засуха (в конце весны и начале лета) отрицательно сказывается на состоянии многих лесных и опушечных орхидей (в том числе и *D. fuchsii*), но она практически незаметна для лугово-болотных и болотных видов, например *D. incarnata*. Во многих работах показано заметное влияние температуры и осадков на интенсивность цветения и плодоношения орхидей умеренного пояса (Wells, 1981; Wells, Cox, 1991; Willems, 1989; Inghe, Tamm, 1988).

Анализируя многолетнюю динамику численности и возрастной структуры популяций *D. fuchsii* с точки зрения воздействия на нее различных факторов, мы пришли к заключению, что в наибольшей степени влияют: 1) погодные условия, 2) зоогенные, 3) фитогенные, 4) антропогенные факторы. Первая и вторая группы указанных факторов приводят обычно к разнонаправленным флуктуационным изменениям, третья — к постепенным однонаправленным сукцесионным, четвертая — к однонаправленным катастрофическим изменениям популяций.

Благодарности

Выражаю глубокую признательность Т. А. Работнову за ценнейшие рекомендации по популяционному изучению орхидных, искреннюю благодарность Г. А. Бойко за предоставленные рисунки онтогенетических состояний изучаемого вида, сердечную благодарность Л. В. Денисовой за дружеское содействие на первых этапах работы.

Работа осуществлена при финансовой поддержке гранта президента Российской Федерации для поддержки ведущих научных школ НШ-2125.2003.4 и Научной программы Министерства образования «Университеты России» 07.03.068.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов Л. В. Орхидные (*Orchidaceae*) Средней России // Turczaninovia. 2000. Т. 3. Вып. 1. С. 30—53.

Андронова Е. В. Прорастание семян *Dactylorhiza maculata* s. l. (*Orchidaceae*) in situ // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 5. С. 63—70.

Вахрамеева М. Г. Род Пальчатокоренник // Биол. флора Московской области. М., 2000. Вып. 14. С. 55—86.

Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В. Динамика численности ценопопуляций трех видов из семейства орхидных // Вестн. Моск. ун-та. 1980. Сер. 16. Биология. № 1. С. 75—81.

Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В., Никитина С. В. Особенности структуры ценопопуляций видов семейства орхидных // Популяционная экология растений. М., 1987. С. 147—150.

Динамика ценопопуляций растений. М., 1985. 206 с.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних растений в луговых фитоценозах // Тр. БИН. Сер. 3. Вып. 6. 1950.

Работнов Т. А. О структурных элементах фитоценозов и фитоценотических популяций // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. 1985. Т. 90. Вып. 1. С. 103—107.

Ценопопуляции растений. М., 1976. 215 с.

Dijk E., Willems J., J. van Andel. Nutrient responses as a key factor to the ecology of orchid species // Acta Bot. Neerlandica. 1997. Vol. 46. P. 339—363.

Hutching M. J. The population biology of the early spider orchid *Ophrys sphegodes* Mill. I. A demographic study from 1975 to 1984 // J. Ecol. 1987. Vol. 75. P. 729—742.

Inghe O., Tamm C. O. Survival and flowering of perennial herbs. V. Patterns of flowering // Oikos. 1988. Vol. 51. P. 203—219.

Kull T. Population dynamics of north temperate orchids // Orchid Biology: reviews and perspectives / Ed. by J. Arditti, T. Kull. 2002. Vol. VIII. P. 167—234.

Rasmussen H. N. Terrestrial orchids. From seed to mycotrophic plant. Cambridge, 1995. 444 p.

Rasmussen H. N., Whigham D. F. The underground phase: a special challenge in studies of terrestrial orchid populations // Bot. J. Linn. Soc. 1998. Vol. 126. P. 49—64.

Summerhayes V. S. Wild orchids of Britain. London, 1951. 366 p.

Tamm C. O. Observations on reproduction and survival of some perennial herbs // Bot. Notiser. 1948. N 3. P. 305—321.

Tamm C. O. Survival and flowering of some perennial herbs. II. The behaviour of some orchids on permanent plots // Oikos. 1972. Vol. 23. P. 23—28.

Tamm C. O. Behaviour of some orchid populations in a changing environment: observations on permanent plots, 1943—1990 / T. C. Wells, J. H. Willems (eds). Population ecology of terrestrial orchids. 1991. The Hague. P. 1—13.

Wells T. C. E. Changes in a population of *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. at Knocking Hoe National nature reserve, Bedfordshire, 1962—1965 // J. Ecol. 1967. Vol. 55. P. 83—99.

Wells T. C. E. Population ecology of terrestrial orchids / H. Synge (ed.). The Biological Aspects of Rare Plant Conservation. 1981. Wiley, Chichester. P. 281—295.

Wells T. C. E., Cox R. Demographic and biological studies of *Ophrys apifera*: some results from a 10 year study / T. C. E. Wells, J. H. Willems (eds). Population ecology orchids. 1991. The Hague. P. 47—61.

Willems J. H. Population dynamics of *Spiranthes spiralis* in South-Limburg, the Netherlands // Mem. Soc. Roy. Bot. Belgique. 1989. Vol. 11. P. 115—121.

Willems J. H., Melser C. Population dynamics and life-history of *Coeloglossum viride* (L.) Hartm.: an endangered orchid species in the Netherlands // Bot. J. Linn. Soc. 1998. Vol. 126. P. 83—93.

Ziegenspeck H. Orchidaceae / Kirchnner, Loew (eds). Lebensgeschichte der Blutenpflanzen Mitteleuropas. Stuttgart, 1936. Bd 1. Lf. 4. 840 s.

SUMMARY

The ontogeny and long-term (1973—1999) population dynamics of *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soo was studied in Moscow Region and adjacent regions. The morphological peculiarities of each ontogenetic stage are characterized. The duration of ontogenetic stages is: juvenile — 2—3 years, immature — 2, adult virginile — 1—2, generative — more than 9 years. The duration of life-cycle is 25—30 (40) years. Many plants (but not all individuals) have the period of dormancy. The dormancy lasts 1—2 (sometimes 3—4) years. Very seldom the plants have the dormancy 2 or 3 times during their life. In some favorable conditions none of the plants transfer to dormancy.

The survival of 143 juvenile plants appeared in 1977 was studied. 39 individuals (27 %) live to the generative state. Maximum plants died during transfer to the generative state from the adult virginile. The majority (about 60 %) of generative plants flower 1—3 times, but some plants 9—11 times during their life. The number of flowers varied: in young generative 14.4 ± 1.1, in middle-aged 25.4 ± 2.06, in old generative 17.0 ± 1.46. Mean number of fruits in one plant was 14.5 ± 1.7. Average seed production in one fruit was 3700 ± 895, in one plant 53 650 ± 6250, per 1 sq. m 85 740 ± 7012 seeds.

The dynamics of population (total number, that of vegetative, generative, new, dead, missing (in dormancy) individuals) was examined. Increase of numbers of dead and dormant plants in 1980 and 1984 could be connected with unusually hot and dry May in previous (1979 and 1983) years. From 1993, the regress of the population can be explained with the phytocenosis natural succession.

As a whole the populations of this species (in undisturbed conditions) are stable and can be characterized with number fluctuations within the limits of 5—20 % from year to year. The fluctuations are more expressed in the numbers of juvenile and generative plants. The study of the ontogenetic spectrum in different parts of the species range in European Russia (in undisturbed areas) demonstrated their similarity. The base spectrum is: juvenile — 14 %, immature — 18, adult vegetative — 42, generative plants — 26. The degradation of population under antropogenic influence is faster than under the influence of natural gradial changing of environmental conditions.

УДК 581.3 : 575.1

Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 11

© Н. А. Кутлунина, М. И. Жеребцова, С. А. Зимницкая

РАЗМЕР И КАЧЕСТВО ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН ВИДОВ *TULIPA* (*LILIACEAE*) И *SAXIFRAGA* (*SAXIFRAGACEAE*) РАЗНОЙ ПЛОИДНОСТИ

N. A. KUTLUNINA, M. I. ZHEREBTSOVA, S. A. ZYMNITSKAYA. SIZE AND QUALITY OF POLLEN GRAINS IN *TULIPA* (*LILIACEAE*) AND *SAXIFRAGA* (*SAXIFRAGACEAE*) OF DIFFERENT PLOIDY LEVEL

Уральский государственный университет им. А. М. Горького
620083 Екатеринбург, пр. Ленина, 51
Факс (343) 3507401
E-mail: Natalya.Kutlunina@usu.ru, natakutlunina@mail.ru

Поступила 17.11.2005

Исследовано влияние уровня плоидности на размер и качество пыльцы некоторых представителей родов *Tulipa* и *Saxifraga*. У триплоидного тюльпана *Tulipa riparia* и гексаплоидной камнеломки *Saxifraga cernua* более половины пыльцевых зерен стерильны, при этом наблюдается их варьирование по размеру, в том числе отмечаются карликовые и гигантские пыльцевые зерна. Показатели фертильности пыльцевых зерен тетраплоида *S. cernua* и диплоида *S. sibirica* достоверно не различаются и составляют около 75 %; у диплоидных тюльпанов количество фертильной пыльцы превышает 84 %. Выявлено достоверное увеличение размера пыльцы у триплоидного *T. riparia* (50.3 мкм) по сравнению с диплоидными видами этого рода — *T. scythica* (37.7 мкм), *T. biebersteiniana* (38.1 мкм) и гексаплоидной *S. cernua* (28.2 мкм) по сравнению с тетраплоидной *S. cernua* (23.9 мкм) и диплоидной *S. sibirica* (24.3 мкм). Полученные результаты позволяют рекомендовать размер пыльцевых зерен для экспресс-оценки плоидности образцов тюльпанов и различения двух близких видов — триплоидного *T. riparia* и диплоидного *T. biebersteiniana*. Установлено, что фертильные и стерильные пыльцевые зерна *S. cernua* и *T. riparia* достоверно различаются по размеру.

Ключевые слова: числа хромосом, полиплоидия, размер и фертильность пыльцевых зерен, *Tulipa*, *Saxifraga*.

Полиплоидия широко распространена среди покрытосеменных растений. Около 50 % (Muntzing, 1936), а по некоторым данным до 70 % (Masterson, 1994), из них являются полиплоидами. Увеличение числа хромосом оказывает большое влияние на различные параметры растения. Одним из первых влияние плоидности на размер отдельных клеток и изменение их формы показал R. Gates в 1909 г. на тетраплоидной гигантской энотере (см. Значение..., 1967). Впоследствии этот факт нашел подтверждение в увеличении не только размеров клеток полиплоидов, но и количества органоидов, например хлоропластов в замыкающих клетках устьиц (Mochizuki, Sueoko, 1955).

Особое внимание уделяется изучению микроспорогенеза и формированию пыльцевых зерен полиплоидов, так как мейоз у них протекает с нарушениями. Увеличение размеров пыльцевых зерен у полиплоидов по сравнению с диплоидами отмечено у различных видов покрытосеменных: у риса (Anwar, Reddy, 1980), сахарной свеклы (Бережко, 1983), пшеницы (Петровская-Баранова, 1962), конопли (Жатов, 1983), паслена (Перлова, 1962) и томата (Winkler, 1916; цит. по: Значение..., 1967). У тетраплоидов гречихи обнаружено также увеличение размеров генеративных клеток в пыльцевых зернах и самих пыльцевых трубок (Поддубная-Арнольди, 1947), а у гексаплоидов пшеницы — спермиев (Петровская-Баранова, 1962). При исследовании высокополиплоидных растений из сем. *Fabaceae* мы неоднократно наблюдали значительные изменения размеров пыльцевых зерен. Так, например, *Trifolium trichocephalum* Bieb. — высокополиплоид с основным числом хромосом, равным 8; его полиплоидный ряд — 2n = 48, 64, 80 (Навалихина, 1974). У этого вида образуются пыльцевые зерна разных размеров — 38.4 и 56.0 мкм в среднем (Зимницкая, 1992).

В последние годы к идее увеличения размеров ядер и клеток полиплоидов стали относиться более осторожно. В 2000 г. после долгих исследований было показано, что объем ДНК у диплоидов и полиплоидов более или менее сходный, а количество ДНК у отдельных полиплоидов меньше, чем ожидалось (Bennet et al., 2000). Выяснилось, что среднее количество ДНК не увеличивается прямо пропорционально плоидности, а относительное количество ДНК имеет тенденцию уменьшаться с увеличением плоидности. Это подтверждают данные о том, что формирование полиплоидов сопровождается потерей ДНК (Leitch, Bennett, 2004). Показано также, что гибридизация, происходящая при формировании аллополиплоидов, может вызывать быстрые изменения генома, сопровождающиеся как увеличением, так и потерей ДНК (Baack et al., 2005).

Большинство исследований, в которых показано увеличение количества ДНК у полиплоидов, проводилось на искусственно полученных полиплоидах культурных растений. В последние годы в связи с использованием проточной цитометрии (для определения уровня плоидности) и специальной техники и программ (для быстрого и точного определения размеров клеток) становится возможным анализировать большие выборки из природных популяций. В качестве объекта выбраны представители родов *Tulipa* и *Saxifraga*. В течение нескольких лет проводится изучение популяционной структуры и видообразования на модельных комплексах *Saxifraga cernua* — *S. sibirica* (Kapralov et al., 1003; Капралов, 2004; Капралов, Кутлунина, 2005) и *Tulipa riparia* (Князев и др., 2001; Кутлунина и др., 2003; Жеребцова, 2005; Kutlunina et al., 2005) в зоне интрогрессивной гибридизации на Урале. Одним из направлений этого исследования является оценка параметров репродуктивной сферы, в частности фертильности пыльцевых зерен в связи с плоидностью. Так как размер клеток, в том числе пыльцевых зерен, — достаточно константная характеристика особей определенной плоидности, мы попытались оценить возможность использования размера пыльцевых зерен для экспресс-оценки плоидности образцов изучаемых видов.

Цель настоящего исследования — определение размера и качества пыльцевых зерен близких видов родов *Tulipa* и *Saxifraga* и установление связи этих параметров между собой и с плоидностью изучаемых образцов.

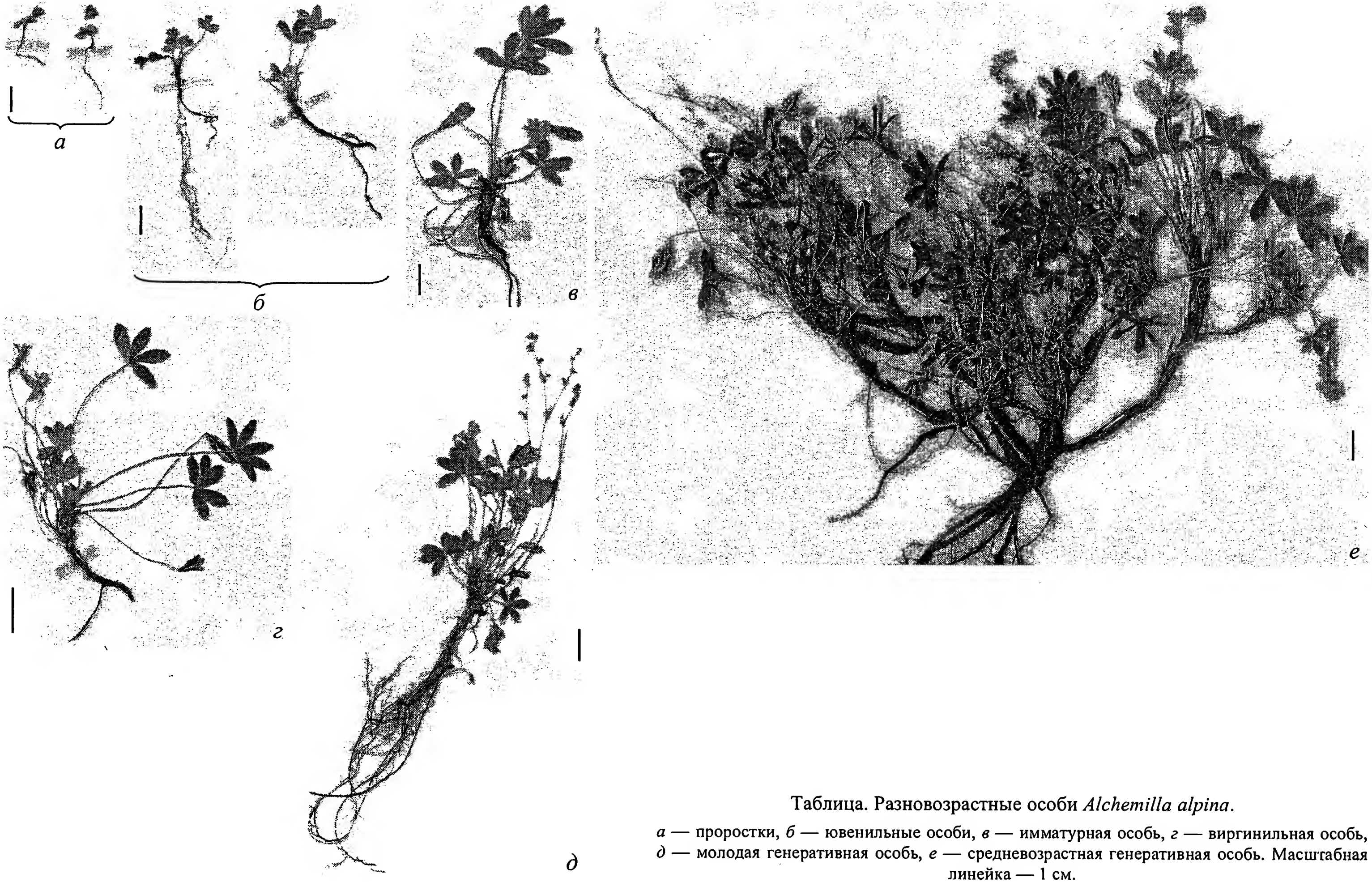


Таблица. Разновозрастные особи *Alchemilla alpina*.

а — проростки, *б* — ювенильные особи, *в* — имматурная особь, *г* — виргинильная особь, *д* — молодая генеративная особь, *е* — средневозрастная генеративная особь. Масштабная линейка — 1 см.

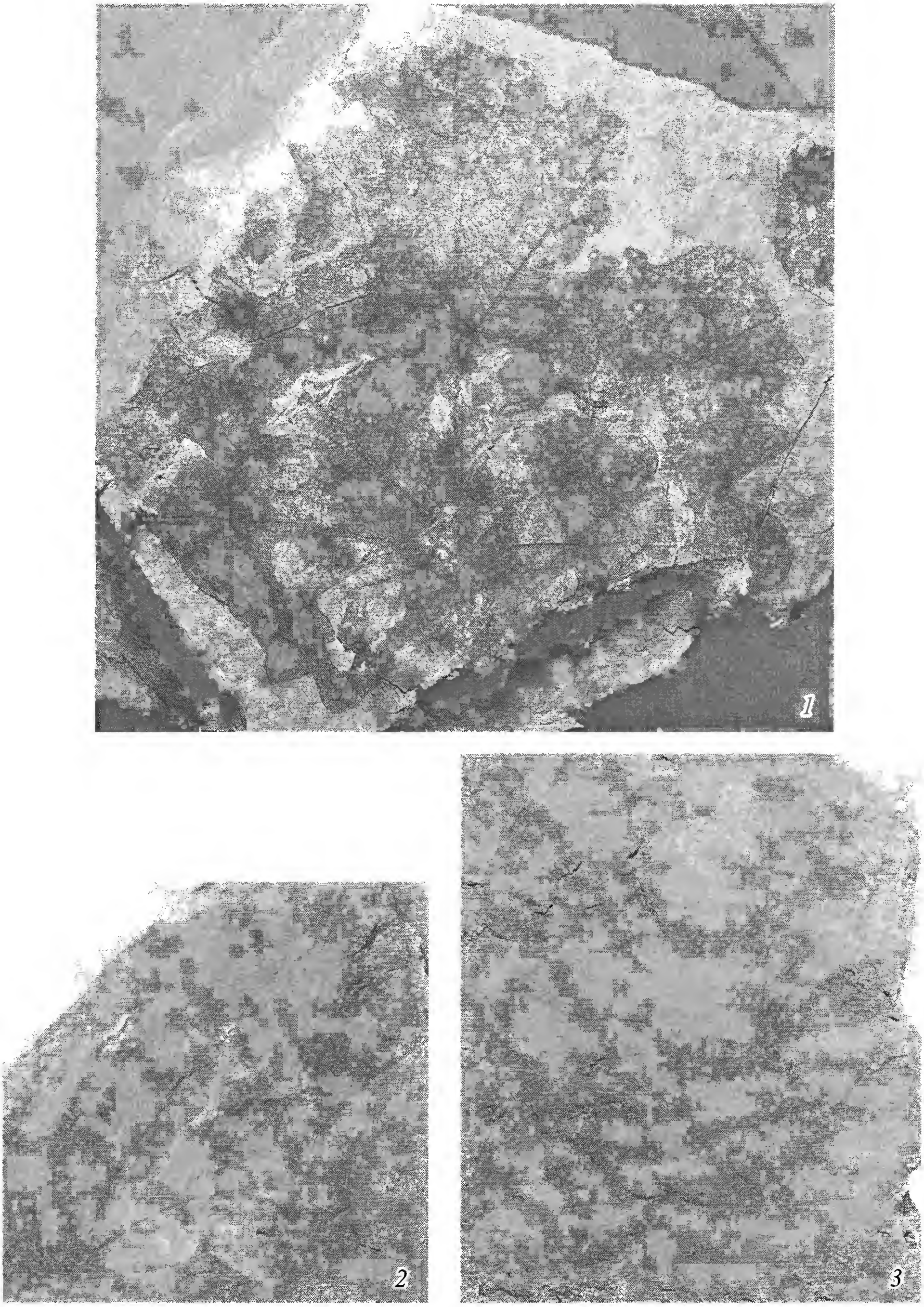
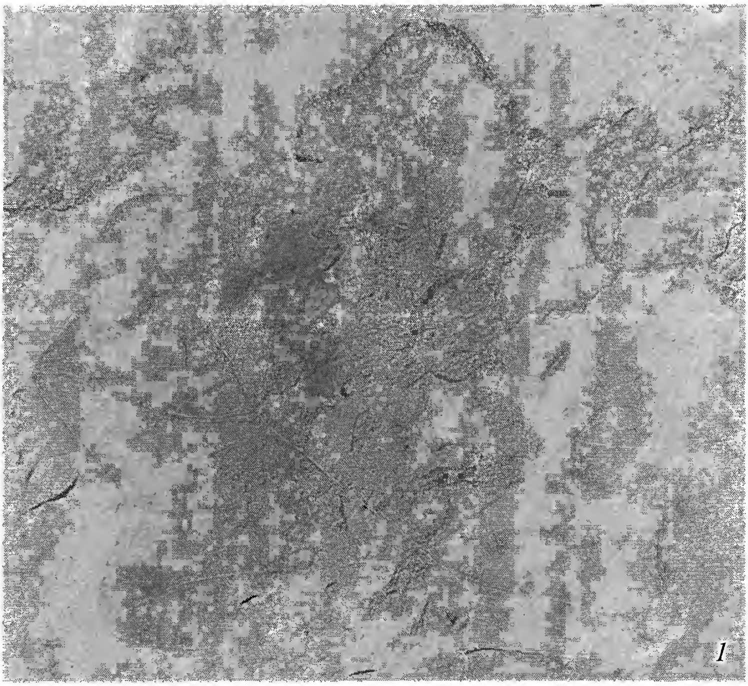


Таблица I. *Menispermites sibiricus* (Heer) Golovn., Чулымо-Енисейская впадина, чулымский флористический комплекс, симоновская свита, сеноман.

1 — р. Кемь, кол. ТПИ № 29, обр. 2, ×1; *2* — Симоново, кол. ТНГУ, обр. 252, ×1; *3* — Симоново, кол. ТНГУ, обр. 253, ×1.



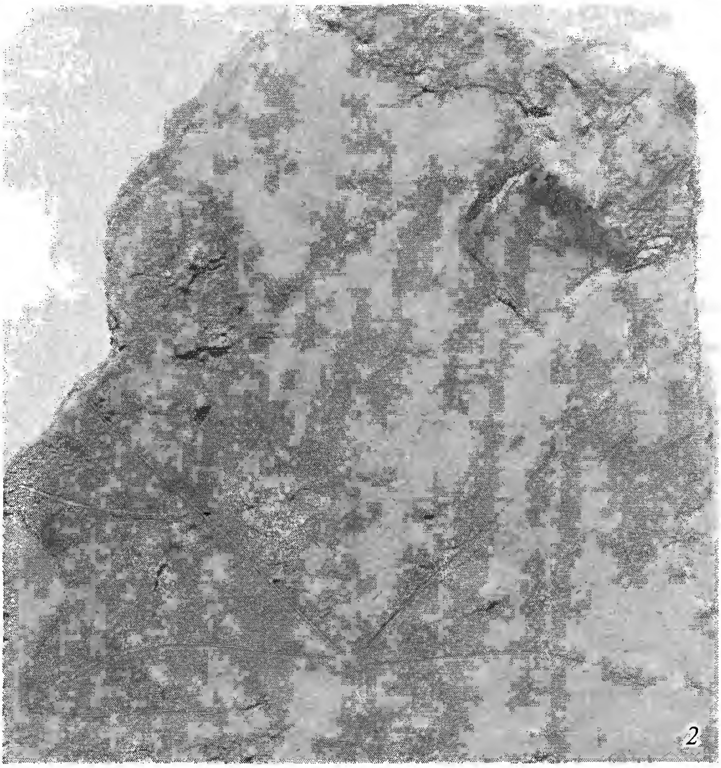


Таблица II. *Menispermites sibiricus* (Heer) Golovn., Чулымо-Енисейская впадина, чулымский флористический комплекс, симоновская свита, сеноман.

1 — Симоново, кол. ТНГУ, обр. 4, ×1.2; *2* — Симоново, кол. ТНГУ, обр. 417, ×1.2.

К с. 1733

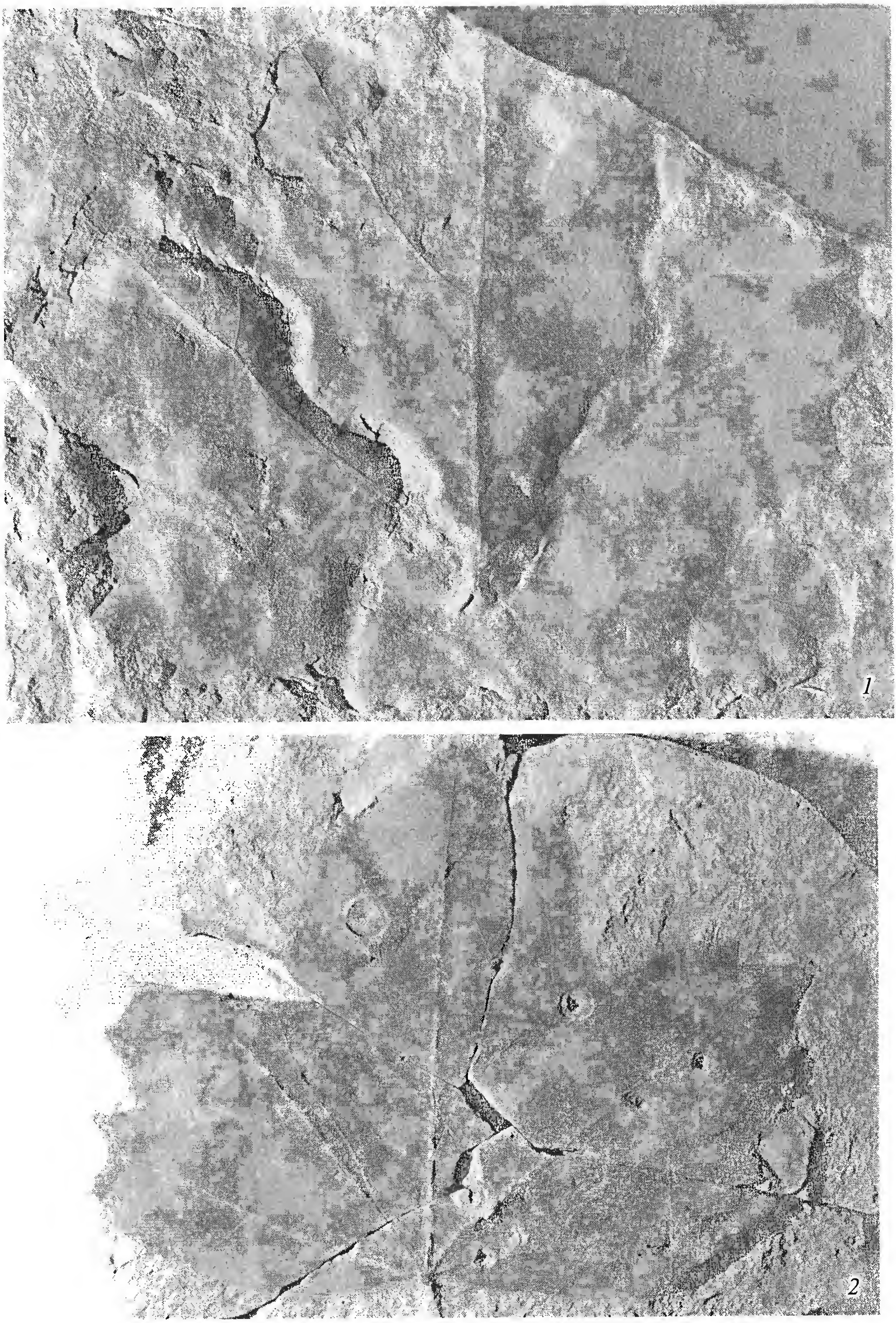


Таблица III. *Menispermites sibiricus* (Heer) Golovn., Лено-Вилюйская впадина, р. Тюнг, т. 421, босхинский флористический комплекс, тимердяхская свита, сеноман, кол. В. А. Вахрамеева, ГИН РАН, № 3373.

1 — крупный пятилопастной лист со щитком, ×0.6; *2* — трехлопастной лист без щитка, ×1.

Материал и методика

Исследовали *Tulipa riparia* Knjasev, Kulikov et Philippov (тюльпан приречный), *T. biebersteiniana* Schult. et Schult. fil. (тюльпан Биберштейна), *T. scythica* Klock. et Zoz (тюльпан скифский) и *Saxifraga cernua* L. (камнеломка поникающая), *S. sibirica* L. (камнеломка сибирская).

Цветки и луковицы *T. riparia* собраны в пойме р. Куряк, Челябинская обл., *T. scythica* — в 3 местонахождениях: берег р. Кизил, Челябинская обл.; склон Нос-горы, Оренбургская обл.; склон возле с. Хмелевка, Оренбургская обл. Материал по *T. biebersteiniana* получен с растений, выращенных в окрестностях г. Екатеринбурга (пос. Аять) из луковиц, собранных у пос. Кондуровка, Оренбургская обл.

Источником материала по камнеломкам были растения, произрастающие в лабораторных условиях при t = 18—22 °С и круглосуточном освещении. Исследуемые растения были выращены из бульбочек, образующихся в пазухе листа при вивипарии в естественных популяциях. Анализировали растения камнеломки поникающей с Полярного Урала и с Северного Урала — горный массив Денежкин Камень. У камнеломки сибирской отсутствует вегетативное размножение, поэтому исследовали лабораторные растения, пересаженные из природы или выращенные из семян. Все образцы *S. sibirica* происходят с Южного Урала.

Числа хромосом в ядрах клеток тюльпана определяли по общепринятой методике — на метафазных пластинках кончиков корней, полученных в результате проращивания луковиц и окрашенных ацетокармином, или по Фельгену. Подсчет хромосом проводили с использованием микроскопов NU-2 в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (БИН РАН) и Микмед-2 при увеличении ×600. Для каждого образца анализировали 5—7 метафазных пластинок. У камнеломки использовали растения с известными числами хромосом, которые были определены на метафазных пластинках кончиков корней, полученных при проращивании бульбочек или семян (Капралов и др., 2002), или на основе данных проточной цитометрии (Капралов, 2004).

Исследовано по 10 растений *S. cernua* разного уровня плоидности ($2n = 6x = 36$ и $2n = 4x = 24$) и *S. sibirica* ($2n = 2x = 16$), 20 растений *T. riparia* ($2n = 3x = 36$), 15 — *T. scythica* ($2n = 2x = 24$) и 8 — *T. biebersteiniana* ($2n = 2x = 24$).

Для определения качества и размера пыльцевых зерен цветки тюльпана и камнеломки фиксировали в спирто-уксусном фиксаторе (3 : 1). Фертильность пыльцевых зерен определяли ацетокарминовым методом. На каждом препарате исследовали по 200 пыльцевых зерен. Размер определяли при помощи лабораторного комплекса анализа биологических изображений SIAMS™ Mesoplant (ООО «СИАМС», Екатеринбург, Россия). Диаметр измеряли в двух взаимно перпендикулярных направлениях, затем находили среднее значение. Диаметр фертильных и стерильных пыльцевых зерен у каждого растения измеряли в 20-кратной повторности. Результаты обработаны в пакете STATISTICA 6. При сравнении групп разной плоидности по размеру и фертильности пыльцы использовали непараметрические U-тест Манна-Уитни (при парных сравнениях) и критерий Крускаля-Уоллиса (при сопоставлении 3 групп). По размеру построены вариационные ряды пыльцевых зерен.

Результаты и обсуждение

Числа хромосом. Для рода *Tulipa* характерно базовое число 12, большинство тюльпанов являются диплоидами с 2n = 24. У *T. biebersteiniana* отмечен как часто встречающийся диплоидный (2n = 24), так и более редкий тетраплоидный (2n = 48) уровни (Бочанцева, 1962; Kroon, Jongerius, 1986; Данелия, 1989; Booy, Raamsdonk, 1998). Недавно описанный *T. riparia* выделен из полиморфного вида *T. biebersteiniana* по целому комплексу признаков, в том числе по более крупным размерам и триплоидному уровню 2n = 36 (Князев и др., 2001). У всех исследованных нами образцов *T. riparia*, собранных в пойме р. Куряк, обнаружено 36 хромосом, что соответствует триплоидному уровню. Все растения *T. biebersteiniana* и *T. scythica* являются диплоидами с числом хромосом 2n = 24.

Для *S. cernua* характерен длинный хромосомный ряд от 2n = 24 до 72 (Brochman, Håpnes, 2001). В пределах уральской горной станции у *S. cernua* обнаружены хромосомные числа от 2n = 24 до 36 и 48 (Капралов и др., 2002). Так как базовое число камнеломки поникающей составляет 6, это соответствует тетра-, гекса- и октоплоидному уровням. Камнеломка сибирская на Южном Урале имеет диплоидный хромосомный набор 2n = 16 (Капралов и др., 2002). Согласно данным проточной цитометрии, относительное содержание ДНК у растений *S. cernua* с Полярного Урала составляет 0.32—0.35, у образцов с Денежкиного Камня (Северный Урал) — 0.42, что было интерпретировано соответственно как тетра- и гексаплоидный уровни (Капралов, 2004).

Фертильность пыльцевых зерен. Определение фертильности пыльцевых зерен у тюльпанов разной плоидности показало, что диплоидные растения *T. biebersteiniana* и *T. scythica* характеризуются высоким уровнем фертильности соответственно 84.7 и 97.8 %. Незначительный диапазон этого показателя обнаружен у обоих видов: у *T. biebersteiniana* — от 78.4 до 90.9 %, у *T. scythica* — от 88.4 до 94.5 % (табл. 1). У триплоидного *T. riparia* уровень фертильности пыльцевых зерен в 2 раза ниже и составляет в среднем 42.6 % (табл. 1), а диапазон варьирования значительно выше — от 11.8 до 77.1 % (табл. 1), т. е. в популяции встречаются как растения с высокой, так и с очень низкой фертильностью.

У диплоида *S. sibirica* и тетраплоида *S. cernua* количество стерильной пыльцы составляет около 25 %, что намного ниже показателей гексаплоида *S. cernua*, у которого образуется менее 50 % фертильной пыльцы (табл. 2).

Таким образом, обнаружен высокий процент стерильных пыльцевых зерен у триплоидного тюльпана и гексаплоидной камнеломки.

Значительная структурная и функциональная стерильность пыльцевых зерен известна для нечетных полиплоидов и других видов. У триплоидного риса практически вся пыльца стерильна — более 98 % (Anwar, Reddy, 1980), а у триплои-

ТАБЛИЦА 1

Фертильность пыльцевых зерен 3 видов тюльпанов, %

Виды и их плоидность (в скобках)	Среднее значение	Стандартное отклонение	Минимальное значение	Максимальное значение
Tulipa riparia (3n)	42.6*	16.2	11.8	77.1
T. biebersteiniana (2n)	84.7	6.2	78.4	90.9
T. scythica (2n)	97.8	3.7	88.4	99.5

Примечание. * — различия со средними значениями остальных видов достоверны ($p < 0.001$).

ТАБЛИЦА 2

Фертильность пыльцевых зерен камнеломок, %

Виды и их плоидность	Среднее значение	Стандартное отклонение	Минимальное значение	Максимальное значение
Saxifraga cernua, 2n = 6x	43.2*	10.8	30	53.7
S. cernua, 2n = 4x	74.0	22.0	42.6	98.0
S. sibirica (2n)	77.2	11.1	64.0	91.6

Примечание. * — различия с другими средними значениями достоверны ($p < 0.001$).

да *Datura* при определении фертильности пыльцы путем окрашивания она составила 50—60 %, но только 15 % проросло и менее чем 5 % было функционально (Satina, Blakeslee, 1937). Пыльца триплоидов кок-сагыза практически не прорастает на рыльце (Поддубная-Арнольди, 1962). У триплоидов, как и у других полиплоидов нечетного ряда, обладающих несбалансированным набором хромосом, мейоз протекает со значительными нарушениями, что становится причиной стерилизации пыльцевых зерен, доля которых в общей массе колеблется от особи к особи и от вида к виду (Куприянов, 1989).

Полиплоиды четного ряда, особенно тетраплоиды, обычно характеризуются достаточно высокой фертильностью. Так, у тетраплоидного риса образуется всего 35.1—37.8 % стерильных пыльцевых зерен (Anwar, Reddy, 1980), а у тетраплоидного проса — от 13.9 до 27.3 % (Афанасьева, 1962). Довольно высокую плодовитость тетраплоидного кок-сагыза отмечает В. А. Поддубная-Арнольди (1962).

Таким образом, у тюльпанов нами получены вполне ожидаемые результаты — фертильность пыльцевых зерен триплоидного вида значительно ниже, чем диплоидных. У камнеломок все оказалось значительно сложнее: диплоид и тетраплоид близки по показателю фертильности, а у гексаплоида фертильность достоверно ниже. Гексаплоид, как и тетраплоид, относится к полиплоидам четного ряда, поэтому вполне логично было предположить у них сходный уровень стерилизации. Почему же этого не наблюдается? Возможно, ответ на этот вопрос связан с происхождением образцов. Полярноуральские популяции *S. cernua*, откуда происходят тетраплоидные растения, относятся к основному ареалу вида и характеризуются (Капралов, 2004) относительно высоким клональным разнообразием (D = 0.47—0.93), тогда как популяции с Северного Урала являются изолированными периферическими и у них обнаружена крайняя генетическая обедненность (D = 0).

Размер пыльцевых зерен. У триплоидного тюльпана *T. riparia* диаметр фертильных пыльцевых зерен достоверно выше ($p < 0.001$), чем у диплоидных, и составляет в среднем 50.3 мкм (SD = 8.2). Причем у триплоида отмечены как гигантские пыльцевые зерна с диаметром более 85 мкм, так и мелкие, но фертильные, диаметром менее 25 мкм. В то же время около половины пыльцевых зерен у этого вида имеют размер от 45 до 55 мкм (рис. 1). У *T. scythica* и *T. biebersteiniana* изучаемый признак достаточно стабилен, а средние значения составляют соответственно 37.7 (SD = 2.3) и 38.1 мкм (SD = 3.0).

Необходимо отметить, что размер пыльцевых зерен у камнеломок варьирует значительно меньше, чем у тюльпанов. Среди камнеломок наибольшие значения диаметра зерен наблюдаются у гексаплоидной *S. cernua* — 28.2 мкм (SD = 5.3). У нее же отмечено максимальное варьирование признака — от 18.9 до 39.1 мкм (рис. 2). У тетраплоидной *S. cernua* и диплоидной *S. sibirica* средний размер пыльцевых зерен составляет соответственно 23.9 (SD = 2.0) и 24.3 мкм (SD = 2.0) и достоверно ниже ($p < 0.001$), чем у гексаплоида.

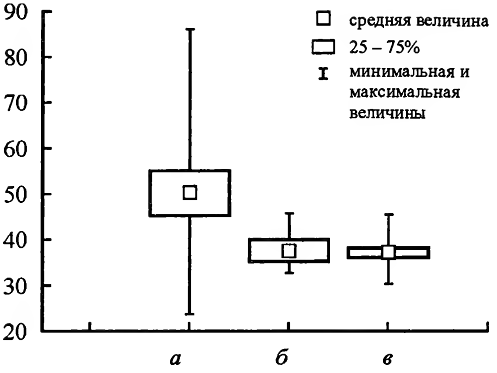


Рис. 1. Размер фертильных пыльцевых зерен 3 видов тюльпанов разного уровня плоидности.
а — *Tulipa riparia* (2n = 36), *б* — *T. biebersteiniana* (2n = 24), *в* — *T. scythica* (2n = 24). По оси ординат — размер пыльцевых зерен, мкм.

Таким образом, у триплоидного *T. riparia* и гексаплоидной *S. cernua* наблюдается достоверное увеличение размера пыльцевых зерен по сравнению с видами и популяциями меньшей плоидности. В то же время, сравнивая тетраплоидную *S. cernua* и диплоидную *S. sibirica*, мы не наблюдаем увеличения размера пыльцевых зерен с увеличением плоидности (рис. 2), хотя относительное количество ДНК, определенное методом проточной цитометрии, у тетраплоида составляет 0.32—0.35, у диплоида почти в 2 раза меньше — 0.18 (Капралов, 2004). Полиплоиды *S. cernua*, возможно, имеют различную природу, являясь авто- и аллополиплоидами, поэтому ожидаемое увеличение размера пыльцы с возрастанием плоидности происходит не всегда. Это подтверждается работой А. П. Соколовской (1958), исследовавшей кариологические расы *S. cernua* с числом хромосом 36 и 60 и не обнаружившей достоверных различий между ними в размере пыльцы (соответственно 24 и 26 мкм).

Как уже отмечалось, у триплоидного тюльпана формируются гигантские и мелкие пыльцевые зерна. Так как их количество по сравнению со средним диаметром невелико, график распределения особей по размеру зерен носит одновершинный характер (рис. 3, *а*). У гексаплоидной *S. cernua* распределение пыльцевых зерен по размеру носит двувершинный характер (рис. 4, *б*). В первом пике распределе-

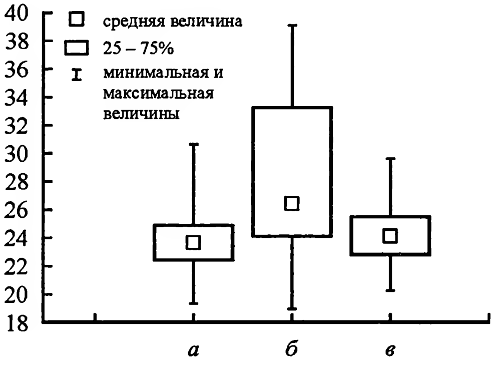


Рис. 2. Размер фертильных пыльцевых зерен камнеломок.
а — *Saxifraga cernua* (2n = 4x), *б* — *S. cernua* (2n = 6x), *в* — *S. sibirica.* По оси ординат — размер пыльцевых зерен, мкм.

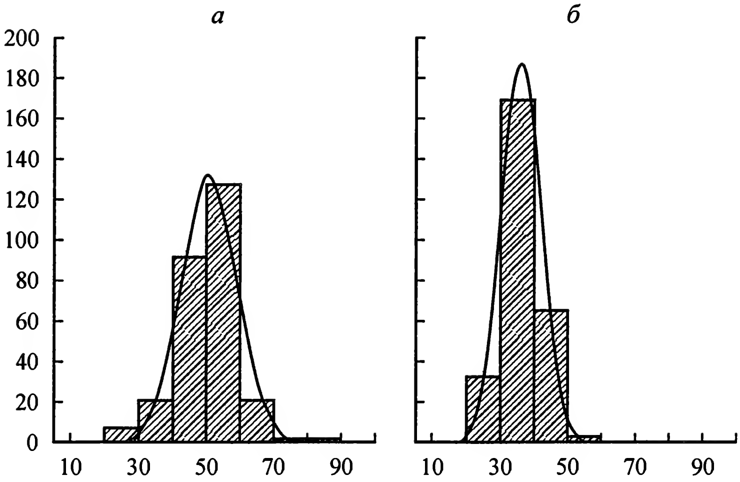


Рис. 3. Вариационные ряды размера фертильных (*а*) и стерильных (*б*) пыльцевых зерен *Tulipa riparia*.
По оси абсцисс — размер пыльцевых зерен, мкм; по оси ординат — количество измерений.

ния преобладают пыльцевые зерна с диаметром от 20 до 28 мкм, а во втором — от 32 до 34 мкм, пыльца со средним диаметром — от 28 до 32 мкм встречается редко.

Мы установили, что 2 близких вида тюльпанов с перекрывающимися на Южном Урале ареалами и сходными местообитаниями (диплоидный *T. biebersteiniana*

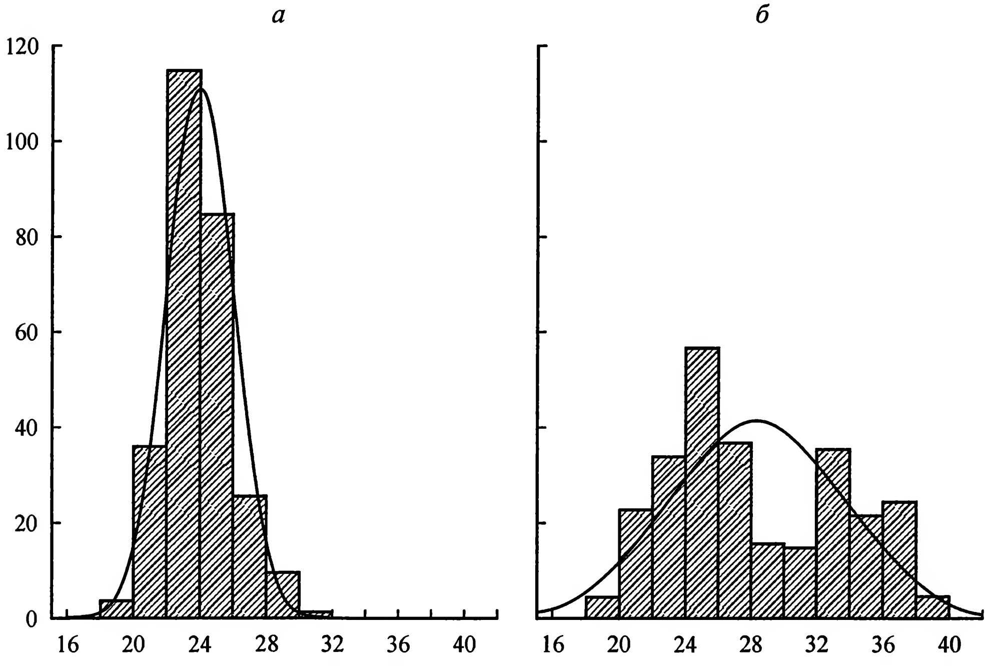


Рис. 4. Вариационные ряды размера фертильных пыльцевых зерен *Saxifraga cernua* 2n = 4x (*а*) и 2n = 6x (*б*).
По оси абсцисс — размер пыльцевых зерен, мкм; по оси ординат — количество измерений.

и триплоидный *T. riparia*) могут быть надежно идентифицированы по размеру пыльцевых зерен (рис. 1). Размер пыльцы является индикатором плоидности и у других видов. Например, именно так различают диплоидную и триплоидную расы *Butomus umbellatus* (Eckert et al., 2000; Eckert, 2002).

Значительная вариабельность по размеру и наличие мелких и гигантских пыльцевых зерен и полиплоидов отмечались неоднократно. Например, у полиплоидной конопли наблюдали пыльцу с диаметром от 50 и до 10 мкм, причем как мелкие, так и гигантские пыльцевые зерна не давали нормальных пыльцевых трубок или вообще не прорастали (Жатов, 1983). В одном пыльнике полиплоидов винограда встречаются пыльцевые зерна разной величины: гигантские — 42.6 и мелкие — 11 мкм (Киреева и др., 1982). У кок-сагыза наряду с карликовой встречается нормальная и гигантская пыльца (Поддубная-Арнольди, 1962). Причиной формирования пыльцевых зерен, неоднородных по размеру и качеству, являются нарушения в процессе мейоза и последующего цитокинеза — образование реституционных ядер (Поддубная-Арнольди, 1964), формирование уни- и мультивалентов (Андрощук, 1981). Наиболее серьезные нарушения происходят в мейозе триплоидов, что сопровождается формированием гамет с разнообразными хромосомными числами (Поддубная-Арнольди, 1962).

Связь размера и качества пыльцевых зерен. Подробное исследование размеров фертильных и стерильных пыльцевых зерен было проведено у кукурузы на линиях с ЦМС (Орёл, 1972). На генетически разнообразном материале было показано, что стерильные пыльцевые зерна имеют меньшие размеры в результате стерилизации цитоплазмы и прекращения их роста. Рядом исследователей (Kelly et al., 2002) на представителях сем. *Scrophulariaceae* также было показано, что фертильные и стерильные зерна различаются по размеру.

В связи с тем что в настоящее время существуют техника и программы для массового определения размера клеток, этот показатель может стать удобным для определения качества пыльцевых зерен. Мы попытались частично повторить подобное исследование на двух видах (*T. riparia* и *S. cernua*) и получили сходные результаты — у обоих видов диаметр фертильных пыльцевых зерен достоверно выше, чем стерильных ($p < 0.001$). Более детально проиллюстрируем полученные результаты на примере *T. riparia*. Средний диаметр фертильной пыльцы, как уже отмечалось, составляет 50.3 (SD = 8.2), стерильной — 36.4 мкм (SD = 5.7). Бóльшая часть фертильных пыльцевых зерен имеет диаметр от 40 до 60, стерильных — от 30 до 40 мкм. Хотя распределения частично перекрываются, различия вполне очевидны (рис. 3).

Таким образом, проведенное исследование показало, что существует определенная взаимосвязь между плоидностью и размером пыльцевых зерен. Наличие этой связи и ее сила видоспецифичны и зависят, вероятно, от формирования генома вида. Так, гибридизация, имеющая место в ходе видообразования, может оказать существенное влияние на количество ДНК. На примере тетраплоидной *S. cernua* и диплоидной *S. sibirica* можно наблюдать отсутствие взаимосвязи между количеством ДНК и размером пыльцы. У тюльпанов, наоборот, наблюдается четкая зависимость, и триплоидный *T. riparia* характеризуется значительным увеличением размера пыльцы.

В связи с тем что существуют трудности в разграничении двух близких видов — диплоидного *T. biebersteiniana* и триплоидного *T. riparia* в местах перекрывания ареалов, предлагаем использовать различие по диаметру пыльцевых зерен для решения этой проблемы.

Благодарности

Авторы выражают благодарность Л. А. Ивановой за предоставленную возможность работы на лабораторном комплексе анализа биологических изображений SIAMS™ Mesoplant, В. В. Коцерубе за ценные консультации и помощь в определении хромосомных чисел тюльпанов, О. Е. Сушенцову за сбор тюльпана скифского, А. Ю. Беляеву за помощь в сборе материала и М. В. Капралову за предоставленные лабораторные растения камнеломок.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андрощук А. Ф. Микроспорогенез у тысячелистников естественного полиплоидного ряда // Цитология и генетика. 1981. Т. 15. № 1. С. 54—61.

Афанасьева А. С. Аутотетраплоиды проса, полученные действием колхицина // Тр. МОИП. Т. V. 1962. С. 154—163.

Бережко С. Т. Величина пыльцевых зерен и селективность оплодотворения у полиплоидной сахарной свеклы // Тез. докл. Всесоюз. конф. «Развитие мужской генеративной сферы растений (морфо-физиологические аспекты)». Симферополь, 1983. С. 10—11.

Бочанцева З. П. Тюльпаны: морфология, цитология и биология. Ташкент, 1962. 408 с.

Данелия И. М. К кариосистематике некоторых кавказских представителей рода *Tulipa* (*Liliaceae*) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 2. С. 193—200.

Жатов А. И. О жизнеспособности пыльцевых зерен полиплоидной конопли // Цитология и генетика. 1983. Т. 17. № 1. С. 47—51.

Жеребцова М. И. Пространственная и генетическая структура популяции тюльпана приречного (*Tulipa riparia*) в нижнем течении р. Куряк // Матер. конф. молодых ученых «Экология: от генов до экосистем». Екатеринбург, 2005. С. 90—94.

Зимницкая С. А. Эмбриологические особенности *Trifolium trichocephalum* Bieb. и *Trifolium pannonicum* Jack. при интродукции на Среднем Урале в связи с низкой семенной продуктивностью: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1992. 20 с.

Значение полиплоидии в селекции растений. Обзор литературы / Сост. Л. П. Бреславец. М., 1967. Вып. 2 (96). 119 с.

Капралов М. В. Популяционная структура комплекса *Saxifraga cernua* L.—*S. sibirica* L. на Урале и факторы, ее определяющие: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2004. 24 с.

Капралов М. В., Кутлунина Н. А. Репродуктивная биология вивипарной *Saxifraga cernua* (*Saxifragaceae*) на Урале // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 2. С. 227—233.

Капралов М. В., Сарапульцев И. Е., Бетехтина А. А. Полиплоидные ряды вивипарной камнеломки *Saxifraga cernua* L. (*Saxifragaceae*) на Урале // Сб. тр. конф. молодых ученых. «Биота горных территорий: История и современное состояние». Екатеринбург, 2002. С. 79—82.

Киреева Л. К., Голодрига П. Я., Цурканенко Т. И. Жизнеспособность пыльцы диплоидных и полиплоидных форм винограда // Цитолого-эмбриологические и генетико-биохимические основы опыления и оплодотворения растений. Киев, 1982. С. 300—302.

Князев М. С., Куликов П. В., Филиппов Е. Г. Тюльпаны родства *Tulipa biebersteiniana* (*Liliaceae*) на Южном Урале // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 3. С. 109—119.

Куприянов П. Г. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. Саратов, 1989. 160 с.

Кутлунина Н. А., Гараева О. В., Жеребцова М. И. Изменчивость цитоэмбриологических признаков в популяциях южноуральских тюльпанов // Тр. XI съезда Рус. бот. об-ва «Ботанические исследования в азиатской России». Барнаул, 2003. Т. 2. С. 303—304.

Навалихина Н. К. Полиплоидия у клевера: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Минск, 1974. 53 с.

Орёл Л. И. Цитология мужской цитоплазматической стерильности кукурузы и других культурных растений. Л., 1972. 84 с.

Перлова Р. Л. Спонтанные полиплоиды у клубненосных видов рода *Solanum* L. // Тр. МОИП. Т. V. 1962. С. 191—199.

Петровская-Баранова Т. П. Соотношение величины пыльцевых зерен у представителей полиплоидного ряда пшениц // Тр. МОИП. 1962. Т. V. С. 120—121.

Поддубная-Арнольди В. А. Экспериментально полученные тетраплоиды // Докл. АН СССР. 1947. Т. 56. С. 873—876.

Поддубная-Арнольди В. А. Эмбриология некоторых полиплоидов, полученных экспериментально // Тр. МОИП. Т. V. 1962. С. 65—79.

Поддубная-Арнольди В. А. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М., 1964. 482 с.

Соколовская А. П. Соотношение между числом хромосом и величиной пыльцевых зерен у арктических видов *Ranunculaceae* и *Saxifragaceae* // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 8. С. 1146—1155.

Anwar S. Y., Reddy G. M. Pollen grein size and fertility in certain polyploids of *Oryza sativa* L. // Indian J. Exp. Biol. 1980. Vol. 18. N 7. P. 767—768.

Baack E. J., Whitney K. D., Rieseberg L. H. Hybridisation and genome size evolution: timing and magnitude of nuclear DNA content increases in *Helianthus* homoploid hybrid species // New Phytol. 2005. Vol. 167. P. 623—630.

Bennett M. D., Bhandol P., Leitch I. J. Nuclear DNA amounts in angiosperms and their modern uses — 807 new estimates // Ann. Bot. 2000. Vol. 86. P. 859—909.

Booy G., Van Raamsdonk L. W. D. Variation in the enzyme esterase within and between *Tulipa* species; usefulness for the analysis of genetic relationships at different taxonomical levels // Biochem. Syst. Ecol. 1998. Vol. 26. P. 199—224.

Brochmann C., Håpnes A. Reproductive strategies in some arctic *Saxifraga* (*Saxifragaceae*), with emphasis on the narrow endemic *S. svalbardensis* and its parental species // Bot. J. Linn. Soc. 2001. Vol. 137. P. 31—49.

Eckert C. G. The loss of sex in clonal plants // Evol. Ecol. 2002. Vol. 15. P. 501—520.

Eckert C. G., Massonnet B., Thomas J. J. Variation in sexual and clonal reproduction among introduced populations of flowering rush, *Butomus umbellatus* (*Butomaceae*) // Can. J. Bot. 2000. Vol. 78. P. 437—446.

Kapralov M. V., Gabrielsen T. M., Sarapultsev I. E. et al. The Ural mountains as a model System for Studying south-north differentiation in sexuality and polyploidy, exemplified by the nodding saxifrage (*Saxifraga cernua*) // Abstr. IX Congr. Europ. Soc. Evol. Biol., Leeds, UK, 18—24 August. 2003. Abstr. 13.6.

Kelly J. K., Rasch A., Kalisz S. A method to estimate pollen viability from pollen size variation // Amer. J. Bot. 2002. Vol. 89. N 6. P. 1021—1023.

Kroon G. H., Jongerius M. C. Chromosome numbers of *Tulipa* species and the occurrence of hexaploidy // Euphytica. 1986. Vol. 35. P. 73—76.

Kutlunina N. A., Zherebtsova M. I., Belyaev A. Ju. Genetic structure and clonal diversity of tulip on the Urals // 2nd Int. Conf. dedicated to the 105th anniversary of the birth of N. W. Timofeeff-Ressovsky and the 70th anniversary of the paper «On the nature of gene mutations and gene structure» by N. W. Timofeeff-Ressovsky, K. G. Zimmer, and M. Delbruck, Yerevan, sept. 8—11, 2005. Dubna, 2005. P. 73.

Leitch I. J., Bennett M. D. Genome downsizing in polyploid plants // Biol. J. Linn. Soc. 2004. Vol. 82. N 4. P. 651—663.

Masterson J. Stomatal size in fossil plants: evidence for polyploidy in majority of angiosperms // Scince. 1994. Vol. 264. P. 421—424.

Mochizuki A., Sueoko N. Genetic studies on the number of plastids in stomata. I. Effects of autoploidy in sugar beets // Cytologia. 1955. Vol. 20. P. 358—366.

Muntzing A. The evolutionary significance of autopolyploidy // Hereditas. 1936. Vol. 21. P. 2—3.

Satina S., Blakeslee A. F. Chromosome behaviour in triploids of *Datura stramonium*. I. The male gametophyte // Amer. J. Bot. 1937. Vol. 24. N 8. P. 518—527.

SUMMARY

We have investigated the influence of ploidy level on the size and quality of pollen grains in some species of *Tulipa* and *Saxifraga*. There was more than a half of inviable pollen grains in triploid *Tulipa riparia* and hexaploid *Saxifraga cernua*. We observed variation of size and recorded small and giant pollen grains in this species. Viability of pollen grains in tetraploid *S. cernua* and diploid *S. sibirica* was about 75 % and more than 84 % in diploid tulips. The diameter of pollen grains in triploid *T. riparia* (50.3 μm) were found to be significantly larger than in diploid tulips *T. scythica* (37.7 μm) and *T. biebersteiniana* (38.1 μm). The same was observed in the genus *Saxifraga* where we recorded the signification increase of the diameter in hexaploid *S. cernua* (28.2 μm). The difference between pollen size of tetraploid *S. cernua* (23.9 μm) and diploid *S. sibirica* (24.3 μm) was not observed. Our results permit to recommend using of pollen size to distinguish two closely relative species: triploid *T. riparia* and diploid *T. biebersteiniana*. The viable pollen grains of *T. riparia* and *S. cernua* were significantly larger than inviable.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.263

© А. Ф. Лукницкая

НОВЫЙ ВИД *CLOSTERIUM* (*STREPTOPHYTA*, *CLOSTERIACEAE*) С ПОЛУОСТРОВА ЯМАЛ (РОССИЯ)

A. F. LUKNITSKAYA. A NEW SPECIES OF THE GENUS *CLOSTERIUM* (*STREPTOPHYTA*, *CLOSTERIACEAE*) FROM YAMAL PENINSULA (RUSSIA)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812)234-45-12
E-mail: algology@list.ru
Поступила 21.03.2006

Описывается новый вид *Closterium kossinskayae* Lukn., найденный в южной части п-ова Ямал (Россия).

Ключевые слова: *Closterium*, *Closteriaceae*, новый вид, п-ов Ямал.

Летом 1995 г. был собран материал по пресноводным водорослям в районе оз. Ярото, расположенного в южной части п-ова Ямал. Пробы были отобраны в луже размером около 10 × 10 м в понижении с полностью заросшим дном и в озере с заросшим дном, в сгустках на стеблях травы.

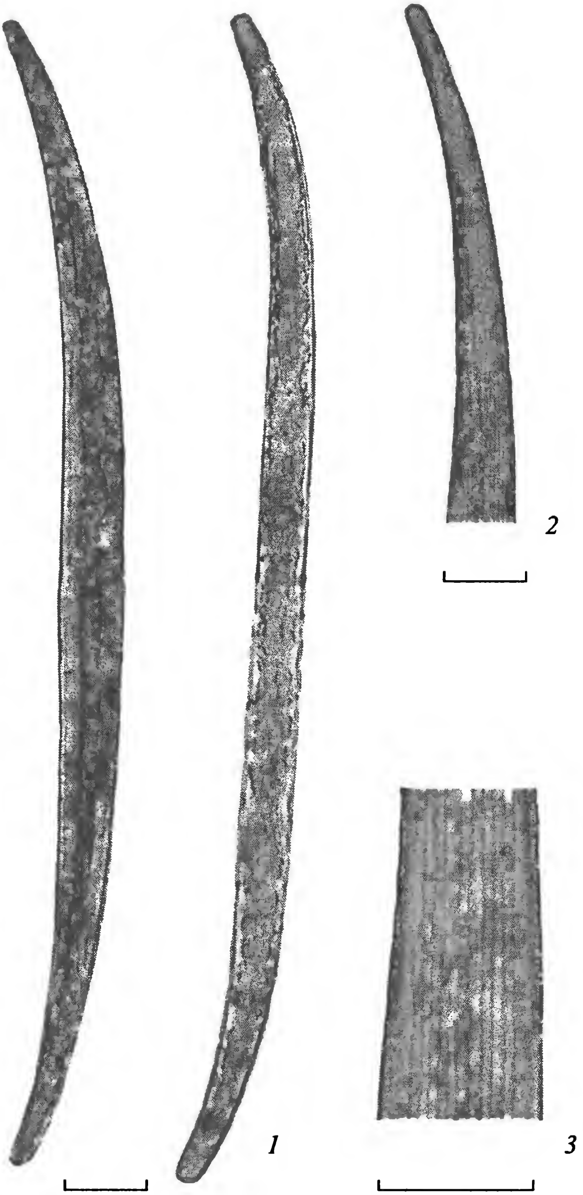
В нескольких пробах, фиксированных 4%-м раствором формалина, был обнаружен неизвестный вид рода *Closterium*. Анализ литературы по роду *Closterium*, включая монографические обработки этого рода (Huges, 1952; Косинская, 1960; Růžička, 1977; Croasdale and Flint, 1986), показал, что обнаруженный вид является новым для науки.

Интересно отметить, что ранее этот вид был отмечен Е. К. Косинской (1936) как *Closterium* sp. в материале, собранном в устье р. Лены — бухте Тикси в илистом налете на дне большой лужи и в выжимках из моховых дерновинок. Косинская приводит рисунок этого вида (табл. I, рис. 4), форма клеток полностью совпадает с формой клеток ниже описанного вида.

Closterium kossinskayae Lukn. sp. nov. — *Closterium* sp. Косинская, 1936 : 415, табл. I, *4* — *Closterium* sp. 1. Лукницкая, 2001 : 32.

Cellulae 160—295 mkm lg., 8.5—12.6 mkm lt., leviter incurvatae, sublineares, utrinque sensim attenuatae. Cellulae 14—23-plo longiores quam latae. Fines 4.2 mkm lt., obtuse truncati angulis rotundatis. Margines cellulae dorsales et ventrales in parte media paralleli. Membrana gilva, tenere striata, cingula nulla. Chloroplasti distincte bicostati, pyrenoidis numero 6—8 in seriem axialem unicam dispositis. Vacuolae terminales, aliquot cristallis minutis gypsaceis. Zygosporae ignotae (vide figure).

Typus. Rossia, pars australis paeninsulae Yamal, prope lacum Yaroto, julius 1995, I. L. Kuzin. In collectione algarum aquae dulcis laboratorii algologiae Instituti Botanici nomine V. L. Komarovii Academiae Scientiarum Rossicae, Petropolis (LE) conservatur.



Closterium kossinskayae.

1 — общий вид клетки, *2* — конец клетки, *3* — штрихи на оболочке клетки. Масштабные линейки, мкм: *1*, *2* — 10, *3* — 20.

Клетки 160—295 мкм дл., 8.5—12.6 мкм шир., слабо согнутые, почти линейные, постепенно суженные к концам. Длина их превышает ширину в 14—23 раза. Концы 4.2 мкм шир., тупо обрубленные с закругленными углами. Спинной и брюшной края клетки в средней части идут почти параллельно. Оболочка светло-желтая, нежно штриховатая, пояски отсутствуют. Хлоропласты с 2 заметными (видимыми) ребрами и с 6—8 расположенными в один осевой ряд пиреноидами. Конечные вакуоли с несколькими кристалликами гипса. Зигоспоры неизвестны (см. рисунок).

Тип. Россия, южная часть п-ова Ямал, район оз. Ярото, июль 1995 г., И. Л. Кузин. Хранится в коллекции пресноводных водорослей в Лаборатории альгологии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, С.-Петербург (LE).

По форме клеток описанный вид напоминает *Closterium toxon* West, отличается более суженными (узкими) концами, меньшим соотношением длины к ширине клеток и окрашенными нежно штриховатыми оболочками. От *C. cornu* Ehr., с которым этот вид тоже сходен, отличается характером клеток и значительно бо́льшими размерами.

Следует подчеркнуть, что, по наблюдениям автора, ширина концов клеток описанного вида отличается заметным постоянством (среди большого количества просмотренного материала не было обнаружено ни одного экземпляра с другими размерами концов клеток). Ширина клеток составляла преимущественно 12.6 мкм, всего несколько раз встретились образцы с меньшими размерами клеток. Штрихи на оболочке хорошо видны в пустых клетках при увеличении приблизительно в 500 раз.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Косинская Е. К. Десмидиевые водоросли из Арктики // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 2. 1936. Вып. 3. С. 401—439.

Косинская Е. К. Десмидиевые водоросли. Вып. 1. М.; Л., 1960. 706 с. (АН СССР. Ботанический институт им. В. Л. Комарова. Флора споровых растений СССР. Т. 5. Конъюгаты или сцеплянки. 2).

Лукницкая А. Ф. Зеленые водоросли (конъюгаты) некоторых водоемов южной части полуострова Ямал // Новости систематики низших растений. 2001. Т. 34. С. 30—34.

Croasdale H., Flint E. Flora of New Zealand. Freshwater algae, *Chlorophyta*, Desmids. Wellington, 1986. Vol. I. 133 p.

Hughes E. O. Closterium in central Canada // Can. J. Bot. 1952. Vol. 30. N 2. P. 266—289.

Růžička J. Die Desmidiaceen Mitteleuropas. Stuttgart, 1977. Bd 1. Lief. 1. 292 S.

SUMMARY

The new species *Closterium kossinskayae* Lukn. is described from the southern Yamal Peninsula (Russia).

УДК 582.579.2 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 11

© Г. И. Родионенко

EREMIRIS — НОВЫЙ РОД СЕМЕЙСТВА *IRIDACEAE*

G. I. RODIONENKO. *EREMIRIS*, A NEW GENUS OF THE FAMILY *IRIDACEAE*

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Ботанический сад
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 09.03.2006

Дается характеристика морфобиологических признаков, свидетельствующих о самостоятельности рода *Eremiris*, включающего 2 вида: *E. lactea* (Pall.) Rodionenko и *E. oxypetala* (Bunge) Rodionenko. Высказаны предположения о филогенетических связях рода *Eremiris*. Приведены данные о декоративных и лекарственных свойствах видов.

Ключевые слова: новый род, *Eremiris*, *Iridaceae*.

Eremiris (Spach) Rodionenko comb. et stat. nov. — *Iris* L. subgen. *Eremiris* Spach, 1846. Ann. Sci. Nat. (Paris), sér. 3, 5 : 97; id., 1846, Hist. Nat. Veg. (Phan.) 13 :

34. — *I.* sect. *Imberbis* (L.) Ledeb., 1853, Fl. Ross. 4 : 93, p. p. — *I.* sect. *Inuberbis* Turcz., 1856, Fl. Baic. — Dahur. 2, 2 : 192. — *I.* subsect. *Ensatae* Diels, 1930, in Engl. u. Prantl, Nat. Pflanzenfam., Aufl. 2, 15a : 502; Родионенко, 1961, Род Ирис — *Iris* L. : 185.

Lectotypus: *Iris pallasii* Fisch. (= *I. lactea* Pall., = *Eremiris lactea* (Pall.) Rodionenko).

Многолетнее корневищное растение. Корневище коротко ветвистое, образует крупную плотную дерновину, прикрытую грубо расщепленными влагалищами отмерших листьев. Доли околоцветника притупленные или заостренные. Нектар проступает каплями на наружной стороне основания долей околоцветника. Коробочки почти цилиндрические, с 6 четко выраженными, но попарно не сближенными ребрами, при созревании раскрываются тремя створками. Семена с гладкой кожурой, без придатков. Экзина пыльцевых зерен крупносетчатая.

От видов *Iris* L. s. str. отличается почти полным отсутствием трубки околоцветника и нектаротеки, типом проростка, наличием сосковидных выростов на эпидермисе листа. От видов рода *Xyridion* (Tausch) Fourr. emend. Rodionenko (Родионенко, 2005) отличается типом проростка, наличием сосковидных выступов на эпидерме листа, особенностями строения коробочки, отсутствием у семени пергаментновидной кожуры.

Род включает 2 вида и многочисленные разновидности.

Приводим номенклатурные цитаты и уточненные и значительно дополненные описания видов рода *Eremiris.*

1. **Eremiris lactea (Pall.) Rodionenko comb. nov.** — *Iris lactea* Pall., 1776, Reise Russ. Reichs. 3 : 713; Koidz., 1925, Bot. Mag. Tokyo 39 : 300, excl. var. — *I. biglumis* Vahl, 1806, Enum. Pl. 2 : 149. — *I. pallasii* Fisch., 1821, in Trev., Index Sem. Horti Vratisl. — *I. iliensis* Poljakov, 1950, Бот. мат. (Ленинград) 12 : 88. — *I. an spuria*? Pall. 1. c. : 713.

Корневище состоит из коротких приподнимающихся ответвлений, образующих плотную дерновину. Прикорневые листья жесткие, с хорошо заметными продольными жилками, линейные, преимущественно серовато-зеленые, 25—35 см дл. и 0.4—1.2 см шир., большей частью превышающие цветонос. Цветонос 10—25 (50) см дл., иногда очень короткий, 3—5 см, слегка плоскосжатый, внутри плотный, 1—3 (5)-цветковый. Цветки от молочно-белых до сине-голубых. Наружные доли околоцветника с широкой и тупой пластинкой, внутренние — немного короче и у́же наружных. Трубка околоцветника почти отсутствует. Коробочка почти цилиндрическая, с 6 заметными ребрами, длина ее в 2—3 раза превышает диаметр.

Описан из Восточной Сибири (Даурия, окр. оз. Тарей). («Obferuaui in desertis aridis circa lacum Tarei Dauuriae, unitio Iunii primos flores ex ferentem»). Тип, возможно, в Англии (BM).

Распространен преимущественно на солонцеватых почвах в России (южная степная часть Сибири), юго-восточном Казахстане, Монголии и в Северо-Восточном и Северо-Западном Китае.

2. **Eremiris oxypetala (Bunge) Rodionenko comb. nov.** — *Iris oxypetala* Bunge, 1833, Enum. Pl. China Bor. : 63. — *Iris ensata* var. *chinensis* Maxim., 1880, Gartenfl : 161. — *I. lactea* var. *chinensis* Koidz., 1925, Bot. Mag. Tokyo 39 : 300.

Отличается от предыдущего вида более длинными прикорневыми листьями до 50 см дл. и заостренными долями околоцветника, почти одинаковыми по ширине. Преобладающая окраска долей околоцветника сине-голубая; в Тибете встречается желтоцветковая форма. Длина коробочки в 3—6 раз превышает диаметр.

Описан из Сев. Китая («Hab. frequens in montosis et pratensibus»). Typus: «China. A. Bunge. 1831» (LE!).

Распространен на солонцеватых почвах в Таджикистане (Памиро-Алай), на крайнем юге Российского Дальнего Востока, в Китае (Северо-Восточный и Зап. Китай, Внутренняя Монголия), на п-ове Корея, в северо-западной Индии.

По исторически сложившейся традиции все виды рода *Iris* L. s. l. по признаку наличия или отсутствия на долях околоцветника бородки из многоклеточных волосков делились на безбородые (*Apogon*) и бородатые (*Pogon*) ирисы. Объект нашего исследования — виды рода *Eremiris* — естественно причислялись систематиками к группе безбородых ирисов. Однако при исследовании этой группы выяснилось, что она по своему составу чрезвычайно гетерогенна. В процессе приспособительной эволюции безбородые ирисы распались на 2 четко обозначившиеся группы: на безбородые влаголюбивые и безбородые сухолюбивые виды. С видами *Eremiris*, прежде входившими в род *Iris*, была допущена серьезная ошибка. Несмотря на их четко выраженную ксероморфную структуру, они были причислены к подроду *Limniris*, абсолютное большинство видов которого являются резко выраженными влаголюбивыми многолетниками.

Первым из систематиков, которому удалось избежать этой ошибки, был E. Spach (1846) — автор описания подрода *Eremiris.* Этот подрод был признан В. М. Доронькиным (1990). Анализируя всю накопившуюся информацию о признаках, свойственных рассматриваемому таксону, считаем необходимым повысить его до ранга рода.

При определении видового состава рода *Eremiris* я не могу согласиться с трактовкой этого вопроса В. М. Доронькиным (1990), включившим в подрод *Eremiris* 3 вида: *I. lactea*, *I. biglumis* Vahl, *I. pallasii* Fisch. В своей концепции двухвидового состава рода я придерживаюсь тех положений, которые были выдвинуты В. И. Грубовым: «...мы имеем дело с двумя близкими географически замещающими друг друга видами [*I. lactea*, *I. oxypetala*]. Ареалы их лишь в незначительной части (во Внутренней Монголии и Цинхае) налегают друг на друга. Оба эти вида неоднократно описаны, но до последнего времени смешивались систематиками и флористами, и номенклатура их оказалась довольно запутанной. Последнему способствовало еще и то, что первый (северный) вид сильно варьирует по ряду признаков и были попытки его необоснованного дробления» (Грубов, 1969 : 30).

Несмотря на то что в данный момент я придерживаюсь трактовки видового состава, предложенной В. И. Грубовым, тем не менее я не уверен в абсолютной правоте этого положения, поскольку не могу не считаться с замечаниями крупнейшего специалиста по ирисам дикой флоры B. Mathew (1990), придерживающегося одновидового состава серии *Ensatae* и относящего *Iris oxypetala* Bunge в разряд синонимов *I. lactea* Pall. В результате изучения живых растений и гербарных образцов он пришел к выводу, что размеры, форма, доли околоцветника, облик растения и окраска цветка не связаны с определенным местом обитания.

Тем не менее можно предположить, что в дальнейшем, после тщательного изучения многочисленных разновидностей и популяций эремирисов с использованием наиболее современных методов исследования, род *Eremiris* будет представлен бóльшим числом таксонов.

Типовой вид рода *Eremiris* — *E. lactea* (= *I. lactea*) — долгое время в ботанической литературе приводился под ошибочным названием *I. ensata* Thunb. Номенклатурная сторона этого вопроса была обстоятельно исследована В. И. Грубовым. В своей работе (Грубов, 1969 : 29) он сообщает: «*I. ensata* Thunb. был описан Тунбергом из Японии, а не из Китая ... и соответствует *I. kaempferi* Sieb., причем биноминал Тунберга является приоритетным. Эта истина давно установлена и учтена японскими ботаниками (Koidzumi, 1925; Makino, Nemoto, 1931; Ohwi, 1965), но почему-то игнорируется в нашей отечественной флористической литературе, где по-прежнему ошибочно относят тунберговский биноминал к континентальным солончаковым ирисам. Таковых в Японии вообще нет...».

Ниже мною дается эволюционно-таксономическая оценка признаков рода *Eremiris* и рассматриваются его филогенетические связи.

В процессе длительной приспособительной эволюции в строении некоторых видов рода *Iris* (s. l.), в частности и видов рода *Eremiris*, явственно проявляется гетеробатмия, т. е. неодинаковый уровень специализации различных органов. Так, у большинства видов рода *Iris* (s. l.) вслед за процессом распадения столбика гинецея на 3 листовидные лопасти последовал процесс образования четко выраженной трубки околоцветника и возникновения нектаротеки. У видов рода *Eremiris* трубка околоцветника по непонятным причинам не получила развития. У цветков данного рода отсутствует также и нектаротека. Эта структурная особенность цветка свидетельствует о большом историческом возрасте рассматриваемых видов. В этом отношении виды рода *Eremiris* более сходны с представителями родов *Dietes* Salisb. ex Klatt и *Morea* Mill., произрастающими в Южной Африке. Однако при оценке других признаков и географии сравниваемых родов нельзя не прийти к выводу, что в данном случае этот признак не отражает их близкого родства, а является лишь результатом конвергенции. Отвергая наличие филогенетической связи рода *Eremiris* с видами упомянутых африканских родов, остается возможность поиска такой связи между ним и видами родов сем. *Iridaceae* евразиатского происхождения.

Проросткам видов рода *Eremiris* свойственен связник семядоли, который вплотную примыкает к влагалищу семядоли и срастается с ним на большей части своей длины. По своим структурным особенностям он занимает как бы промежуточное положение между проростками видов подрода *Limniris* рода *Iris* и видов рода *Xyridion* Fourr. (рис. 1), но ближе к типу проростков последних. Наличие филогенетической связи между видами рода *Eremiris* и видами рода *Xyridion* подтверждает и сходный тип выделения нектара: он каплями проступает наружу у основания околоцветника (рис. 2). Кроме того, в роде *Xyridion* имеются виды с укороченной трубкой околоцветника, например *X. gramineum* (L.) Klatt. Что касается подрода *Limniris*, то генетические связи прослеживаются между видам рода *Eremiris* и 40-хромосомными представителями серии *Sibiricae* названного подрода. Подтверждением наличия таких связей являются результаты межвидовых скрещиваний, выполненных T. Tamberg (1989) в Берлине.

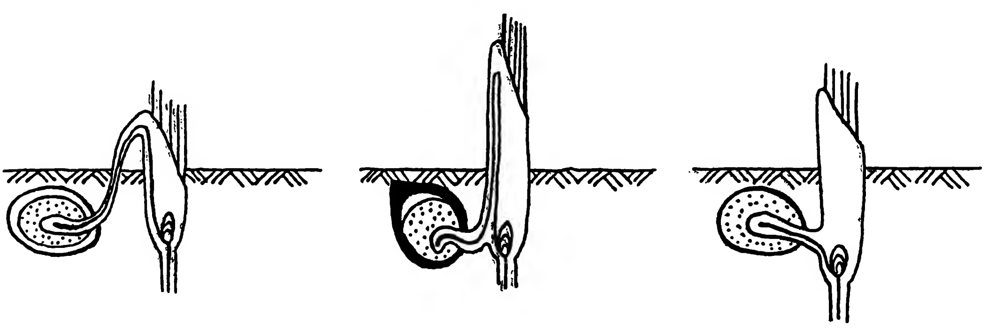


Рис. 1. Проростки *Iris laevigata* (*а*), *Eremiris lactea* (*б*) и *Xyridion spurium* (*в*).
Масштабная линейка — 1 см.

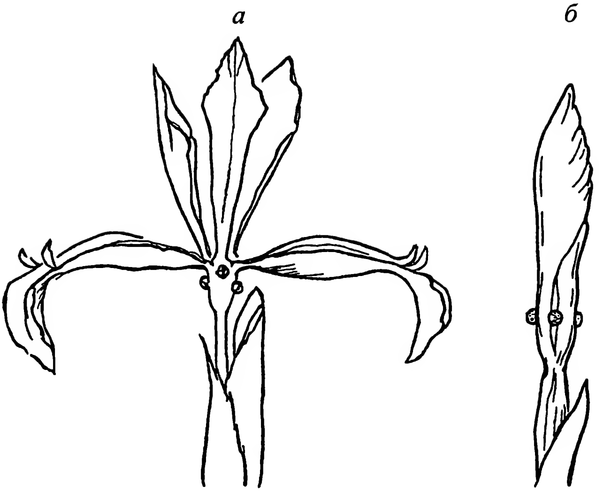


Рис. 2. Сходный тип выделения нектара у *Xyridion spurium* (*а*) и *Eremiris lactea* (*б*).

Кроме двух отмеченных генетических связей существует еще одна связь, которая проливает свет на далекое прошлое рода *Eremiris*. Речь идет о виде *I. anguifuga* Y. T. Zhao et X. J. Xue, выделенном в монотипный род *Ophioiris* (Y. T. Zhao) Rodionenko (Родионенко, 2004). Наиболее характерной чертой этого таксона является его несомненно большой исторический возраст, дающий право считать его «живым ископаемым». Летом 2005 г. И. Макаровой удалось при выращивании *O. anguifuga* в открытом грунте под С.-Петербургом довести его до цветения и впервые пронаблюдать особенности его нектаровыделения. Выступающие у основания околоцветника капельки нектара указывают на сходство с типом нектаровыделения у представителей родов *Eremiris*, *Xyridion* и *Ophioiris*. Подчеркнем, что характер нектаровыделения во многих случаях является надежным индикатором генетических связей, существующих между таксонами сем. *Iridaceae*. Примером может служить зафиксированное мною еще в 1961 г. (Родионенко, 1961) сходство в нектаровыделении у *I. dichotoma* Pall. и *Belamcanda chinensis* L. Впоследствии генетическая близость между этими, казалось бы очень далекими таксонами, была подтверждена гибридизацией, выполненной L. W. Lenz, после чего *I. dichotoma* был выделен им в самостоятельный род *Pardanthopsis* (Lenz, 1972).

Кратко рассмотрим декоративные и лекарственные свойства представителей рода *Eremiris*.

Декоративные возможности эремирисов зависят от места сбора материала. Так, например, растения, выращенные из семян или корневищ, собранных в Забайкалье, продуцируют обычно недоразвитые, 10—20 см дл. цветоносы и сравнительно мелкие цветки. Иное впечатление оставляют растения, собранные с берегов р. Тобол. Высокие цветоносы (50—60 см) несут крупные (8—10 см в поперечнике) цветки. Образцы этих растений были собраны в 1984 г. В. П. Маховым, и эта популяция может быть выделена в качестве *E. lactea* f. *grandiflora*.

Потенциальные декоративные возможности представителей этого рода рассмотрены в статье J. W. Waddick (1994). В провинции Гансу в Китае ему удалось обнаружить 2 интересные в декоративном отношении формы. Одна из них на высоком цветоносе несла крупные цветки с золотисто-желтыми нижними долями. Другой были свойственны цветки с ярко-фиолетовыми внутренними долями и желтыми, испещренными лиловыми жилками, наружными.

В будущих селекционных работах необходимо учесть и такие особенности видов *Eremiris*, как высокая жаростойкость их листьев и корневищ, а также способность вегетировать на тяжелых солончаковых почвах.

Что касается целебных свойств рода *Eremiris*, следует указать, что с большим уважением и даже святостью относятся к *E. lactea* узбеки. Об этом мне рассказывал профессор В. И. Ткаченко, исследователь флоры Центральной Азии. А пастухи-казахи всегда стараются расположить свои юрты поблизости от зарослей *E. lactea*. По-видимому, в какой-то степени это связано с тем, что этот вид издавна использовался в качестве целебного растения.

Уникальным является химический состав *E. lactea*: в нем содержится не менее 25 биологически активных соединений, 2 из которых не найдены в других растениях. Препараты из листьев этого многолетника оказались способными резко повышать иммунитет человека (Пряхина, Минина и др., 1999).

Краткую ресурсоведческую характеристику эремирисов можно было бы пополнить за счет обширной информации, которая содержится в капитальном справочнике «Растительные ресурсы России и сопредельных государств». К сожалению, от этой идеи пришлось отказаться. Просматривая статью о сем. *Iridaceae* (Беленовская и др., 1994), мы столкнулись с той номенклатурной путаницей, которая была разъяснена В. И. Грубовым еще в 1969 г. (Грубов, 1969). Авторы статьи, характеризуя *Iris ensata*, допустили серьезную номенклатурную ошибку, соединив воедино свойства двух совершенно различных таксонов: *Iris ensata* и *Iris lactea* (= *Eremiris lactea*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беленовская Л. М., Бобылева Н. С., Букреева Т. В. Сем. *Iridaceae* Juss. — Касатиковые // Растительные ресурсы России и сопредельных государств. Цветковые растения, химический состав, использование. Семейство *Butomaceae* — *Typhaceae*. СПб., 1994. С. 75—83.

Грубов В. И. Критические заметки по таксономии и номенклатуре некоторых видов рода *Iris* L. флоры СССР // Новости систематики высших растений. Л., 1969. Т. 6. С. 29—37.

Доронькин В. М. Обзор сибирских видов рода *Iris* (*Iridaceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 3. С. 409—416.

Пряхина Н. И., Минина С. А. и др. Перспективные противовоспалительные и иммунорегулирующие средства — препараты касатика молочно-белого (*Iris lactea*) // Матер. 3-го Междунар. съезда «Актуальные проблемы создания новых лекарственных средств природного происхождения». СПб., 1999. С. 37—38.

Родионенко Г. И. Род Ирис — *Iris* L. М.; Л., 1961. 216 с.

Родионенко Г. И. *Ophioiris* — новый род семейства *Iridaceae* // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 8. С. 1359—1361.

Родионенко Г. И. О самостоятельности рода *Xyridion* (*Iridaceae*) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 1. С. 55—59.

Lenz L. W. The status of *Pardanthopsis* // Aliso. California, 1972. Vol. 7. N 4. P. 401—403.

Mathew B. The *Iris*. Portland, Oregon, 1990. 215 p.

Spach E. Revisio generis *Iris* // Ann. Sci. Nat. (Paris), 1846. Ser. 3. T. 5. P. 89—111.

Tamberg T. Hybrids involving Siberian irises // Signa (Species Iris Group of North America). 1989. N 42. P. 1527—1530.

Waddick J. W. In Praise of the Chinese *Iris*. *Iris lactea* // The Iris Year Book (British Iris Society). 1994. P. 90—94.

SUMMARY

The treats are analyzed, which allow to consider *Iris lactea* Pall. and *I. oxypetala* Bunge as the members of the separate genus *Eremiris* (Spach) Rodionenko. The species composition of the genus is revised. Suggestions on the phylogenetic relationships of the genus *Eremiris* are made. Information on ornamental and medicinal properties of the genus is given.

УДК 582.594.6 (470) Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 11

© П. Г. Ефимов

РОД *PLATANTHERA* (*ORCHIDACEAE*) ВО ФЛОРЕ РОССИИ. 1. ВИДЫ ПОДСЕКЦИИ *PLATANTHERA* СЕКЦИИ *PLATANTHERA*

P. G. EFIMOV. THE GENUS *PLATANTHERA* (*ORCHIDACEAE*) IN THE FLORA OF RUSSIA. 1. THE SPECIES OF THE SECTION *PLATANTHERA*, SUBSECTION *PLATANTHERA*

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: efimov81@mail.ru; peter_efimov@hotmail.com

Поступила 08.11.2005
Окончательный вариант получен 11.04.2006

Представлена таксономическая обработка видов подсекции *Platanthera* секции *Platanthera* рода *Platanthera*, встречающихся во флоре России. Рассмотрены диагностические признаки видов, дан ключ для их определения и составлены карты распространения. Существенно изменено представление о распространении дальневосточных видов *P. densa* и *P. metabifolia*. Показано, что их ареалы перекрываются лишь на небольшой площади в Приморском крае, откуда впервые для науки описывается гибрид *P.* × *mixta*. Установлено, что указание *P. metabifolia* на юге и в центральной части Приморского края ошибочно. Уточнен ареал вида *P. chlorantha*. Представлены данные о распространении гибрида *P.* × *graebneri* (*P. bifolia* × *P. chlorantha*) в России. Аргументируется принятие законных названий *P. densa* для *P. freynii* и *P. metabifolia* для *P. extremiorientalis*. Впервые для России приводится подвид *P. densa* subsp. *orientalis*.

Ключевые слова: *Orchidaceae*, *Platanthera*, гибридизация, новый гибрид — *Platanthera* × *mixta*, Россия.

Статья посвящена таксономическому обзору одной из критических групп в пределах рода *Platanthera* Rich., включающей распространенные в России виды, родственные *P. bifolia* (L.) Rich.

Исследование основано на изучении гербарных материалов Гербариев LE, LECB, MW, MHA, MOSP, VLA, TK, NK, NSK, гербария Института водных и экологических проблем (ИВЭП) г. Хабаровска, гербария Тихоокеанского института биоорганической химии ДВО РАН (ТИБОХ), гербария дальневосточного НИИ лесного хозяйства (ДАЛЬНИЛХ) и гербария Большехехцирского заповедника с учетом литературных данных. Кроме того, использовались собственные сборы из Ленинградской обл., Краснодарского и Приморского краев.

Географические районы приняты согласно «Флоре СССР» (1964) с изменениями, внесенными Т. В. Егоровой (1999).

Platanthera Rich. sect. 1. *Platanthera* subsect. *Platanthera*

Стеблекорневой тубероид клубневидно или веретеновидно утолщенный; почка возобновления находится у основания побега прошлого года. Вполне развитые листья очередные, в числе 1—2(3). Губа узколанцетная, с параллельными краями, при основании без боковых лопастей и утолщений. Шпорец 10—35 мм дл. Листочки внутреннего круга околоцветника обычно собраны в шлем. Рыльце глубоко выемчатое, боковые лопасти рыльца эллиптические, отделены от средней доли. Боковые лопасти клювика плоские. Поллиний с ножкой и округлым или округло-эллиптическим прилипальцем. Массулы в поллинии многочисленные. Аурикулы присутствуют.

Тип: тип рода — *P. bifolia* (L.) Rich.

Соматическое число хромосом, как у подавляющего большинства видов рода, 2n = 42 (показано для *Platanthera bifolia*, *P. chlorantha*, *P. metabifolia*). Отмечались также 2n = 16 (*P. bifolia*), 21 (*P. metabifolia*) и 40 (*P. bifolia*) (Tanaka, 1965; Хромосомные..., 1969; Иванова, 1987; Числа хромосом..., 1993; Степанов, 1994; Hæggström, 1994; Pridgeon et al., 2001; Index..., 2006).

Растения в норме перекрестно опыляющиеся, однако у *Platanthera bifolia* недавно было показано факультативное самоопыление (Przydyba, 2003). Опыление осуществляют ночные бабочки, преимущественно бражники (Sphingidae), в меньшей степени совки (Noctuidae) (Inoue, 1983a; Nilsson, 1983; Hapeman, Inoue, 1997).

Насчитывает 15—25 видов.

Распространение: Европа и Средиземноморье (*Platanthera algeriensis* Battandier et Trabut , *P. bifolia*, *P. chlorantha*, *P. holmboei* H. Lindb., *P. kuenkelei* H. Baumann), Азия (*P. bifolia*, *P. densa*, *P. epiphytica* Aver. et Efimov, *P. metabifolia*, *P. okuboi* Makino, *P. stenoglossa* Hayata, *P. yangmeiensis* T. P. Lin и др.), Северная Америка (*P. hookeri* (Torr.) Lindl., *P. macrophylla* (Goldie) P. M. Brown, *P. orbiculata* (Pursh) Lindl.).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Теки пыльника сближены, располагаются параллельно или в нижней части слегка расходятся (не более 1.5 мм). Поллинарий не более 2.5 мм дл. У цветков, высушенных на гербарных листах и расположенных на боку, край колонки не выступает из-под лепестков. Шпорцы на конце обычно не расширены (заметно только на живых цветках[1]) . . . . 2.

+ Теки пыльника широко расставлены по всей длине и отчетливо расходятся книзу на расстояние 2.5—5 мм. Поллинарий 3—5 мм дл. У цветков, высушенных на гербарных листах и расположенных на боку, передний нижний край колонки выступает из-под лепестков и обычно хорошо заметен. Шпорцы на конце обычно расширены . . . . 3.

2. Теки пыльника располагаются вплотную и параллельно, расстояние между ними не превышает 0.5 мм. Растение Европы, Кавказа, Сибири . . . . 1. *P. bifolia.*

+ Теки пыльника книзу немного расходятся (около 1 мм). Растение Дальнего Востока . . . . 2. *P. metabifolia.*

3. Шпорцы направлены вниз или отклонены горизонтально, прямые или едва S-образно изогнуты. Растение европейской части и Кавказа . . . . 3. *P. chlorantha.*

+ Шпорцы хотя бы у верхних цветков направлены вверх и отчетливо S-образно изогнуты. Растение Сибири (Читинская обл.) и Дальнего Востока . . . . 4. *P. densa* . . . . 4.

4. Шпорцы у всех или почти всех цветков направлены вверх . . . . 4а. *P. densa* subsp. *densa.*

+ Шпорцы лишь у отдельных 1—3(4) верхних цветков направлены вверх . . . . 4б. *P. densa* subsp. *orientalis.*

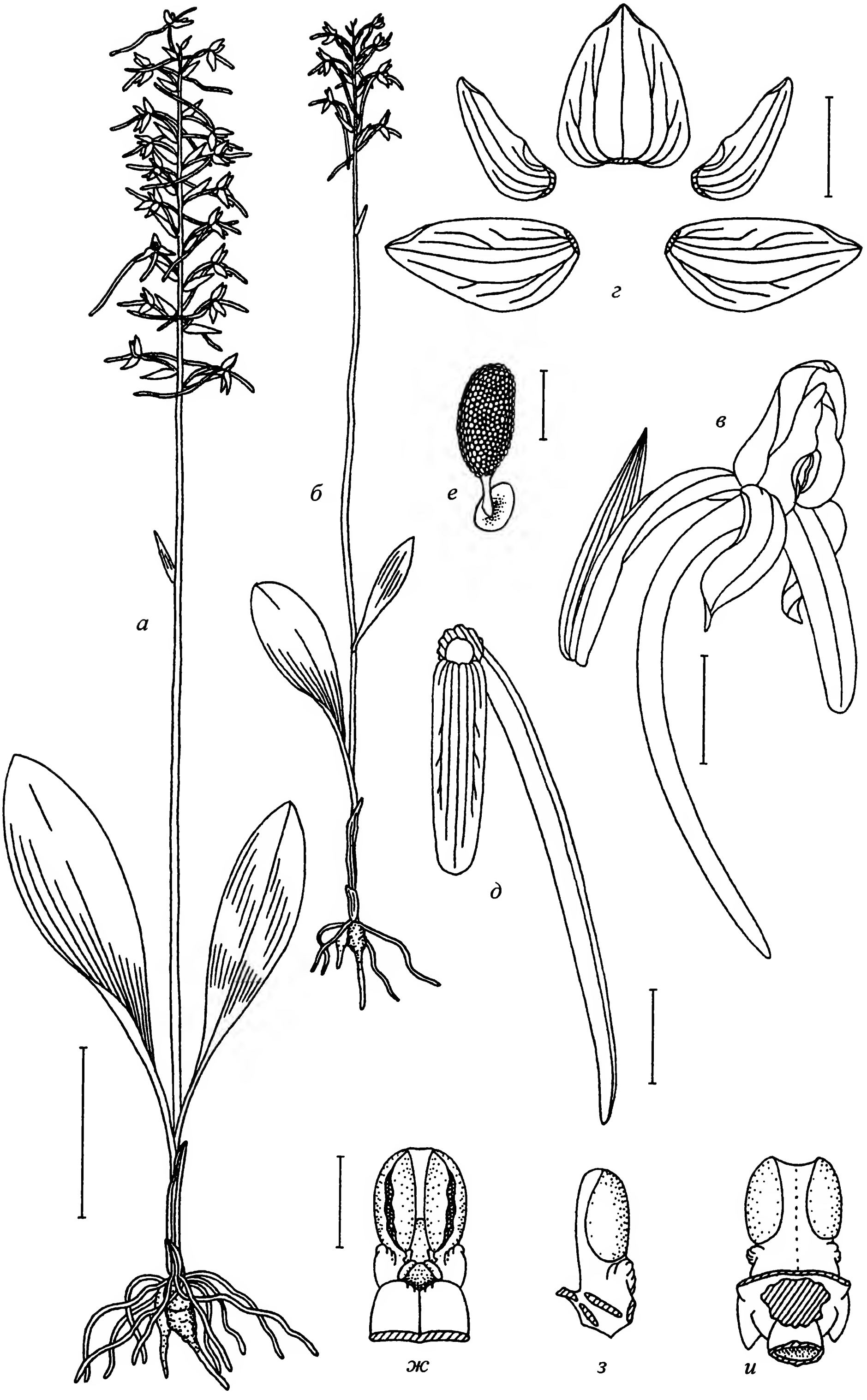
В связи с тем что оценка диагностических признаков у цветков, высушенных в гербарии, затруднительна, мы даем ряд комментариев, которые могут помочь при определении *Platanthera bifolia* и *P. chlorantha*. При определении гербарных образцов этих видов следует опираться на расположение пыльников и длину поллинария. Длину поллинария (если не видны свободные поллинарии, прилипшие к листочкам околоцветника) можно определить по длине тек пыльника, отогнув лепестки, или по размерам «просвечивающих» через лепестки поллиниев. Расположение

---

[1] Имея дело с гербарными образцами, наличие расширения в дистальной части шпорца меньше следует использовать при определении, так как при различной силе прессовки растений во время сушки этот признак в разной степени теряет выраженность.

Рис. 1. *Platanthera bifolia.*

а, *б* — цветущие растения; *в* — цветок; *г* — расправленные листочки околоцветника (без губы); *д* — губа; *е* — поллинарий; *ж* — колонка, вид спереди; *з* — колонка, вид сбоку; *и* — колонка, вид сзади. По гербарным образцам: Петроградская губ., 25 VI 1921, Пояркова — LE (*а*); Иркутский уезд, 17 VI 1912, Пихтина — LE (*б*); по спиртовому материалу: Псковская обл., 3 VII 2004, Ефимов (*в*—*и*). Масштабные линейки: *а*, *б* — 5 см, *в*—*д* — 5 мм, *е* — 1 мм, *ж*—*и* — 2 мм.


а
б
в
г
д
е
ж
з
и

пыльников в гербарии определить труднее, чем у живых растений. Однако это вполне возможно, причем даже и у гибридных растений. Для этого лучше всего анализировать цветки, которые высушены во фронтальной проекции. Если отогнуть лепестки, закрывающие колонку, становится видно расположение пыльников. Следует учесть, что колонка при прессовке деформируется и выглядит иначе, чем на приводимых в данной статье рисунках. Однако цветки после прессовки в гербарии обычно видны в боковой проекции. У *P. bifolia*, например, из-за узкой колонки обычно все цветки видны сбоку, а у *P. chlorantha*, имеющей широкую колонку, делающую цветок «более плоским», обычно удается обнаружить 1—3 цветка в соцветии во фронтальной проекции. Если цветки сплющены сбоку, у *P. chlorantha*, имеющей широкую колонку, верхушка колонки выступает из-под листочков околоцветника. У *P. bifolia* колонка не выступает. Строение колонки позволяет определить растения и в стадии бутонизации. Полностью отцветшие растения, на наш взгляд, определить невозможно.

Точно те же рекомендации, что для *P. bifolia* и *P. chlorantha*, могут быть даны и для различения в гербарии *P. metabifolia* и *P. densa*.

Отметим, что при определении *P. bifolia* и *P. chlorantha* нельзя основываться на размерах растений, форме и размерах листьев, так как по этим признакам виды практически не различаются.

1. *Platanthera bifolia* (L.) Rich., 1817, Orch. Eur. Annot.: 20; id., 1818, Mém. Mus. Hist. Nat. Paris, 4 : 42; Невский, 1935, во Фл. СССР, 4 : 656; Смольянинова, 1976, во Фл. европ. части СССР, 2 : 36; Иванова, 1987, во Фл. Сиб. Arac.-Orch.: 136. — *Orchis bifolia* L., 1753, Sp. Pl. 2 : 939. — *Orchis alba* Lam., 1778, Fl. Fr. 3 : 502, nom. illeg. — *Habenaria bifolia* (L.) R. Br., 1813, in Ait. Hort. Kew. ed. 2, 5 : 193. — *Lysias bifolia* (L.) Salisb., 1820, Trans. Hort. Soc. 1 : 288. — *Satyrium bifolium* (L.) Wahlenb., 1826, Fl. Suec.: 558. — *Platanthera solstitialis* Boenn., 1830, in Rchb. f., Fl. Germ. Exc. 1 : 120, nom. illeg. — *Gymnadenia bifolia* (L.) G. F. W. Mey., 1836, Chloris Han.: 540. — *Conopsidium stenantherum* Wallr., 1842, Beitr. 1 : 103, fig. 6—8, nom. illeg (рис. 1).

Описан из Европы («Habitat in Europae pascuis asperis»). Лектотип (Løjtnant, 1978): Herb. Linn. 1054.15 (BM, microfiche!).

Бауманн с соавт. (Baumann et al., 1989) предлагают в качестве лектотипа иллюстрацию «*Testiculi species V*» in Mattioli, [1586], De Pl. Epitome: 625, fig. media. Указанные авторы считают выбор лектотипа из Линнеевского гербария ошибочным, так как по их мнению, соответствующий экземпляр был собран между 1755 и 1767 гг., после того как вид был описан. Мы, вслед за Ч. Джарвисом (C. Jarvis, личн. сообщ.), останавливаемся на выборе лектотипа из Линнеевского гербария, так как доводы Бауманна с соавторами недостаточно убедительны.

Лесные опушки и поляны, сырые луга, заросли кустарников, разреженные леса, окраины болот. — Европ. часть: все районы, кроме Аркт. и Ниж.-Волж.; Кавк.: Б. Кавк., Зап. Закавк.; Зап. Сиб.: Верх.-Тоб., Ирт., Алт., Обск. (юг); Вост. Сиб.: Енис. (юг), Лен.-Кол. (юг), Анг.-Саян., Даур. (зап.) (рис. 2). — Общ. распр.: Европа (кроме юго-зап. Иберийского п-ова), Кавказ (Грузия, Азербайджан), Юго-Зап. Азия (Турция, Иран), сев. Казахстан (с. Боровское Кустанайской обл.), сев. и зап. Монголия, Сев. Африка.

Предположение С. А. Невского (1935) о том, что *Platanthera bifolia* отсутствует в Закавказье, ошибочно. Анализ гербария показывает, что в Грузии и в Азербайджане этот вид встречается, хотя и очень редко, так как в значительной степени «поглощается» видом *P. chlorantha* (вероятно, это же имеет место и в Крыму). Изолированные популяции *P. bifolia* из лесов Талыша характеризуются рядом отличительных особенностей (более длинный стебель, более широкие листья, более мелкие шпорец и лепестки). На этом основании они были выделены в особый подвид (Baumann et al., 2003) — *P. bifolia* subsp. *atropatanica* B. Baumann et al. (2003, Journ. Eur. Orch. 35, 1 : 184, abb. 29, fig. 5; ty-

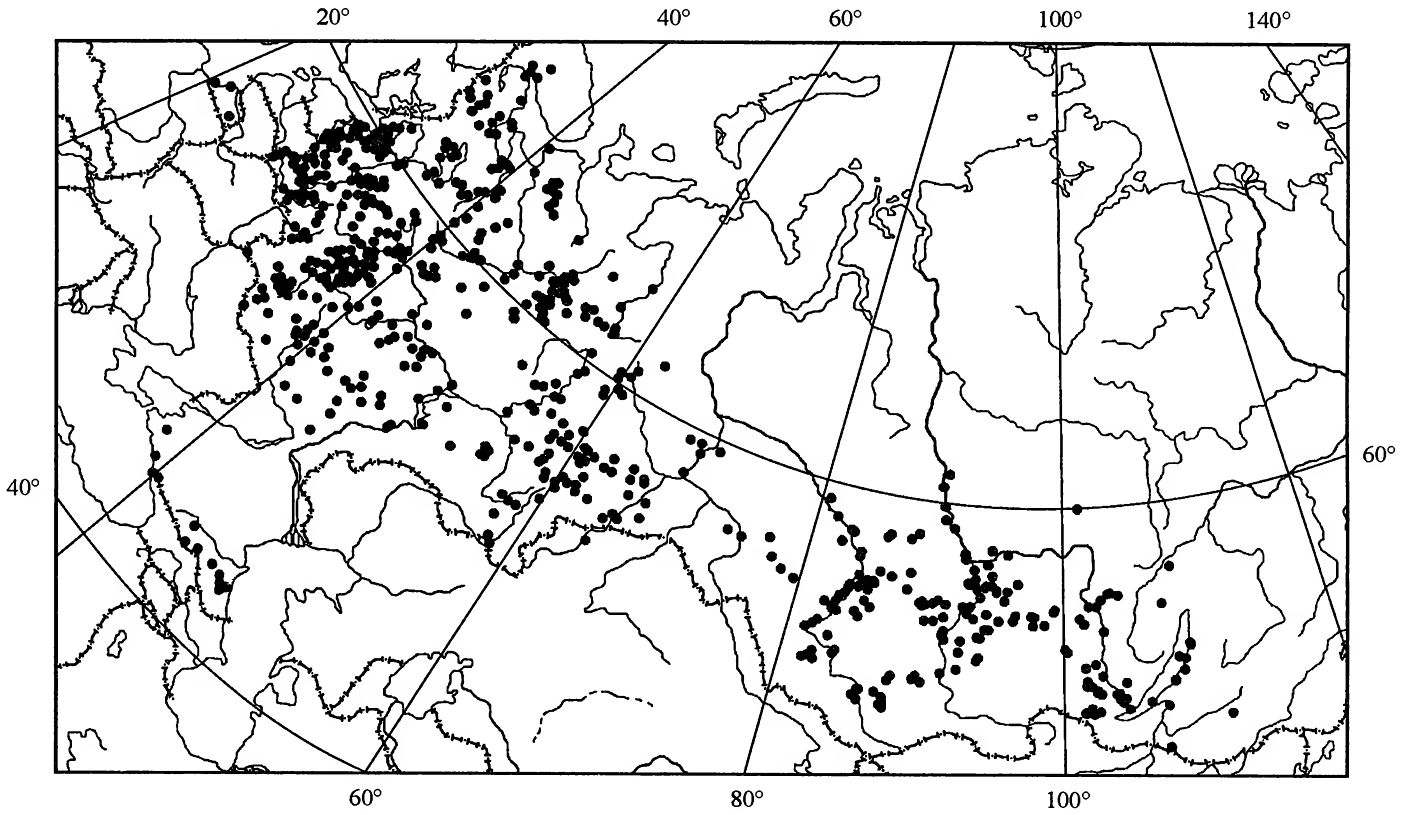


Рис. 2. Распространение *Platanthera bifolia* на территории России.

Распространение в европейской части приводится по Н. А. Спасской и др. (1990), для Красночикойского р-на Читинской обл. — по Е. А. Андриевской (2004).

pus: Aserbaidschan, Lenkoran-Lerik, Talysch, 360 m, TC 89.84. 25 V 1997, B. et H. Baumann — STU). С. А. Невский (1935) рассматривал такие растения как форму *P. chlorantha* с почти параллельными теками пыльника. С. В. Юзепчук намеревался дать подобным растениям название *P. woronovii* Juz. (или же *P. chloranthoides* Juz., судя по обнаруженным нами гербарным листам).

К настоящему времени для вида описано более 35 форм и разновидностей (Ascherson, Graebner, 1905—1907; Camus, Camus, 1929; Vermeulen, 1949, 1958; Бордзіловський, 1950; Løjtnant, 1978; Hæggström, 1994; Baumann et al., 2002). Большинство этих таксонов представляют собой маргинальные варианты изменчивости или же основаны на ненормально развитых растениях. Остановимся на разновидностях, приведенных для России.

В литературе (Маевский, 1964; Аверьянов, 2000), как и в определениях гербарных материалов, нередко фигурируют таксоны *Platanthera bifolia* var. *latiflora* Drejer (1842, Krøyers Naturhist. Tidsskr. 4 : 46; lectotypus (Løjtnant, 1978): [icon] «*Platanthera solstitialis*» in Liebmann, 1849, Fl. Dan. 14, 40 : 6, tab. 2360) и *P. bifolia* var. *densiflora* Drejer (l. c.: 46; lectotypus (Efimov, hoc loco): [icon] «*Platanthera solstitialis* β *densiflora*» in Liebmann , 1849, Fl. Dan. 14, 40 : 6, tab. 2361). В качестве лектотипов в обоих случаях выбраны иллюстрации из работы, опубликованной на 7 лет позже типифицируемых таксонов. Данная типификация корректна, так как в протологе имеется прямая ссылка на данные рисунки; очевидно, что изображения Дрейеру были хорошо известны. *P. bifolia* var. *densiflora* следует считать идентичной лектотипу *P. bifolia* (Løjtnant, 1978) и называть var. *bifolia.* Но так как при обнародовании обоих таксонов типичный в номенклатурном отношении элемент вида *P. bifolia* не был включен, названия обеих разновидностей являются действительно обнародованными. *P. bifolia* var. *latiflora* отличается от типовой разновидности длинной губой, длинным шпорцем (более 20 мм) и менее густыми соцветиями. Высказывалось сомнение в возможности выделения этих разновидностей среди растений из Финляндии (Hæggström, 1994). По нашему мнению, разновидность *P. bifolia* var. *latiflora* — лишь один из крайних вариантов изменчивости, не несущий признаков самостоятельного таксона.

В некоторых сводках (Сюзев, 1912; Крылов, 1929; Маевский, 1964; Аверьянов, 2000) приводится разновидность *Platanthera bifolia* var. *aceras* Goldb. ex Kauffm. (1866, Mosc. Fl.: 473). Она описана по материалам, собранным Л. Ф. Гольдбахом в Московской губернии («Денисьево»). Гербарий Гольдбаха хранится в MW, однако типовой образец нами не был обнаружен. Данный таксон отмечался (кроме первоописания) лишь П. В. Сюзевым (1890—1891) в Пермской губернии, возле Билимбаевского завода. Он характеризуется почти актиноморфными цветками, линейно-ланцетной губой, мало отличимой от остальных лепестков, и почти полностью редуцированным шпорцем. Наиболее вероятно, что такое растение представляет собой случай пелорического уродства и, возможно, идентично *P. bifolia* f. *ecalcarata* Heinricher (1894, in Österr. Bot. Zeit. 44 : 165; описан из Австрии («zwischen Kranebitten und dem Kerschbuchhof bei Innsbruck wurde in Sommer 1893»), typus: W?).

2. *P. metabifolia* F. Maek., V 1935, Journ. Jap. Bot. 11, 5 : 303. — *P. extremiorientalis* Nevski, X 1935, во Фл. СССР 4 : 657; Вышин, 1996, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост., 8 : 318. — *P. bifolia* subsp. *extremiorientalis* (Nevski) Soó, 1969, Ann. Univ. Sci. Budapest, Biol., 11 : 61. — *P. chlorantha* var. *metabifolia* (F. Maek.) Hiroe, 1971, Orchid Flow., 2 : 55. — *P. chlorantha* auct. non (Cust.) Rchb.: Schmidt, 1868, Mém. Acad. Sci. Pétersb. 7, 12, 2 : 181, p. p.; Schlechter, 1919, Orch. Sino-Jap. Prodr.: 109, p. p. — *P. bifolia* auct. non L.: Kraenzlin, 1913, Русск. Бот. журн. 3—4 : 35, p. p.; Schlechter, 1919, l. c.: 108, p. p.; Ком. и Клобукова-Алисова, 1931, Опред. раст. Дальневост. края, 1 : 402, p. p. (рис. 3).

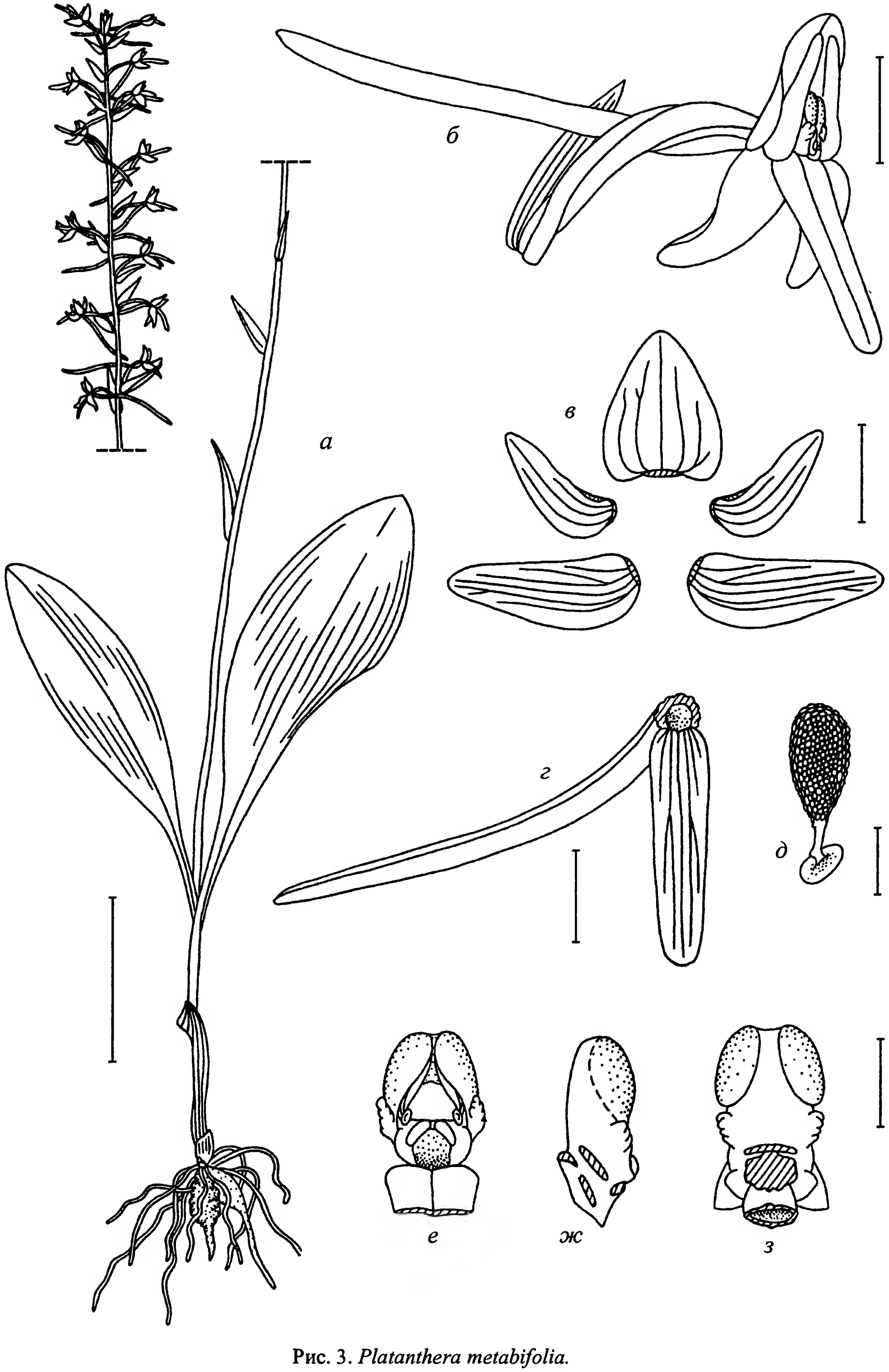


Рис. 3. *Platanthera metabifolia.*

а — цветущее растение; *б* — цветок; *в* — расправленные листочки околоцветника (без губы); *г* — губа; *д* — поллинарий; *е* — колонка, вид спереди; *ж* — колонка, вид сбоку; *з* — колонка, вид сзади. По гербарным образцам: о-в Сахалин, 5 VIII 1927, Коржевин № 166 — LE (*а*); о-в Сахалин, 1 VIII 1929, Криштофович № 62 — LE (*б*—*з*). Масштабные линейки: *а* — 5 см, *б*—*г* — 5 мм, *д* — 1 мм, *е*—*з* — 2 мм.

Голотип: Saghalin-austr., Suzuya [р. Сусуя], VIII 1906, G. Nakahara (TI).

Во всех новых отечественных литературных источниках, кроме работы В. Н. Ворошилова (1982), данный вид приводится как *P. extremiorientalis* (голотип: Insola Sachalin, Dui. 19 VII 1861, Glehn — LE!). В зарубежной литературе всегда использовалось приоритетное название *P. metabifolia.*

Луга, заросли кустарников, лесные опушки и поляны, лиственные и смешанные, реже хвойные леса. — Дальн. Вост.: Удск., Уссур., Сах., Кур. (юг) (рис. 4, *1*). — Общ. распр.: Вост. Азия: п-ов Корея?, Китай?, Япония.

Указания для юга Приморского края (Вышин, 1996) ошибочно, так как основано на неверном определении растений, относящихся в действительности к *P. densa.*

Существует вероятность того, что большинство указаний *P. metabifolia* для п-ова Корея (Lee, 1999) и Китая (Lang, 1999) относятся к *P. densa* Freyn. Решить этот вопрос не позволяет отсутствие достаточного материала. Однако нельзя полностью исключить, что *P. metabifolia* в этих регионах все же присутствует. Об этом косвенно свидетельствует определенный нами как *P. metabifolia* экземпляр («Амурская обл., Буреинский р-н, в 5—6 км выше д. Нижний Иркун. 3 VII 1964, Шага, Ворошилов» — гербарий дальневосточного НИИ лесного хозяйства!), собранный в пределах ареала *P. densa* недалеко от китайской провинции Хэйлунцзян.

3. *P. chlorantha* (Cust.) Rchb., 1829, in Mössl., Handb. Gewachsk., Aufl. 2, 2, 2 : 1565; Невский, 1935, во Фл. СССР, 4 : 658; Смольянинова, 1976, во Фл. европ. части СССР, 2 : 36. — *Orchis chlorantha* Cust., 1827, in Steinmüller, Neue Alpina, 2 : 401. — *O. montana* Schmidt, 1793, Fl. Böem.: 35, tab. 56, nom. ambig. — *Habenaria chlorantha* (Cust.) Bab., 1837, Trans. Linn. Soc. London (Bot.) 17 : 463, non Spreng., 1825, nec Turcz., 1837, nom. nud. — *Conopsidium platantherum* Wallr., 1842, Beitr. 1 : 107, fig. 9—11, nom. illeg. — *Platanthera montana* (Schmidt) Rchb. f., 1851, Ic. Fl. Germ. 13—14 : 123. — *Gymnadenia chlorantha* (Cust.) Ambr., 1854, Fl. Tir. Austr. 1 : 705. — *P. bifolia* var. *montana* (Schmidt) Bach, 1873, Rheinpreuss.: 298. — *Platanthera bifolia* var. *chlorantha* (Cust.) Fiori, 1923, Nuova Fl. Anal. Ital. 1 : 332 (рис. 5).

Описан из Швейцарии: «...nicht selten in Tannengehölzen des Unter-Rheinthales der an dasselbe strassenden [„stossenden"] Gemeinden Appenzells auch um St. Gallen, Steinmüller» (цитируется по: Renz, Taubenheim, 1984). Местонахождение типа неизвестно.

В отдельных источниках (Reichenbach, 1851; Baumann et al., 2002) приоритетным для данного вида считается название *Platanthera montana*, основанное на *Orchis montana* (lectotypus (Baumann et al., 2002): [icon] «*Orchis montana*» в Schmidt, tab. 56 из неопубликованных иллюстраций к «Flora Boëmica»; хранится в библиотеке Пражского университета. Опубликована копия этого рисунка (Baumann et al., 2002 : 195)). Название *O. montana* было действительно обнародовано раньше, чем базионим принятого нами названия. Однако при описании *O. montana* в качестве единственного отличия этого вида от *O. bifolia* приводятся более крупные размеры растения. Учитывая то, что количественные признаки не могут быть однозначно приняты для различения *P. bifolia* и *P. chlorantha*, и что название *P. chlorantha* широко используется, мы считаем, что вопрос о законном названии вида должен быть решен в пользу названия *P. chlorantha* путем его консервации.

Лесные опушки и поляны, леса, заросли кустарников, сырые луга, леса, чаще разреженные. — Европ. часть: Лад.-Ильм., Верх.-Днепр., Верх.-Волж., Волж.-Дон., Ниж.-Дон.; Кавк.: Б. Кавк., Зап. Закавк. (рис. 6, *1*) — Общ. распр.: Европа (кроме севера Финляндии, севера Скандинавского п-ова и юго-запада Иберийского п-ова), Кавказ, Юго-Зап. Азия (Турция, сев. Иран), Сев. Африка.

Некоторые авторы (Перфильев, 1936; Победимова, Гладкова, 1966; Варгина, Суров, 1990) ошибочно приводят местонахождения данного вида за пределами восточной границы его ареала, проходящей приблизительно по северо-востоку Ленинградской, востоку Новгородской областей и далее по р. Волге (рис. 6, *1*). Этими авторами *P. chlorantha* ошибочно приводилась для Карелии, Вологодской и других областей. Отсутствует *P. chlorantha* и в Сибири; все указания этого вида для Оренбургской, Екатеринбургской, Тюменской, Тобольской, Иркутской и других областей (Клер, 1874; Kraenzlin, 1913; Ганешин, 1915; Варгина, Суров, 1990) следует относить к *P. bifolia.* С Дальнего Востока под названием *P. chlorantha* приводилась *P. densa* (Комаров, 1901; Комаров, Клобукова-Алисова, 1931).

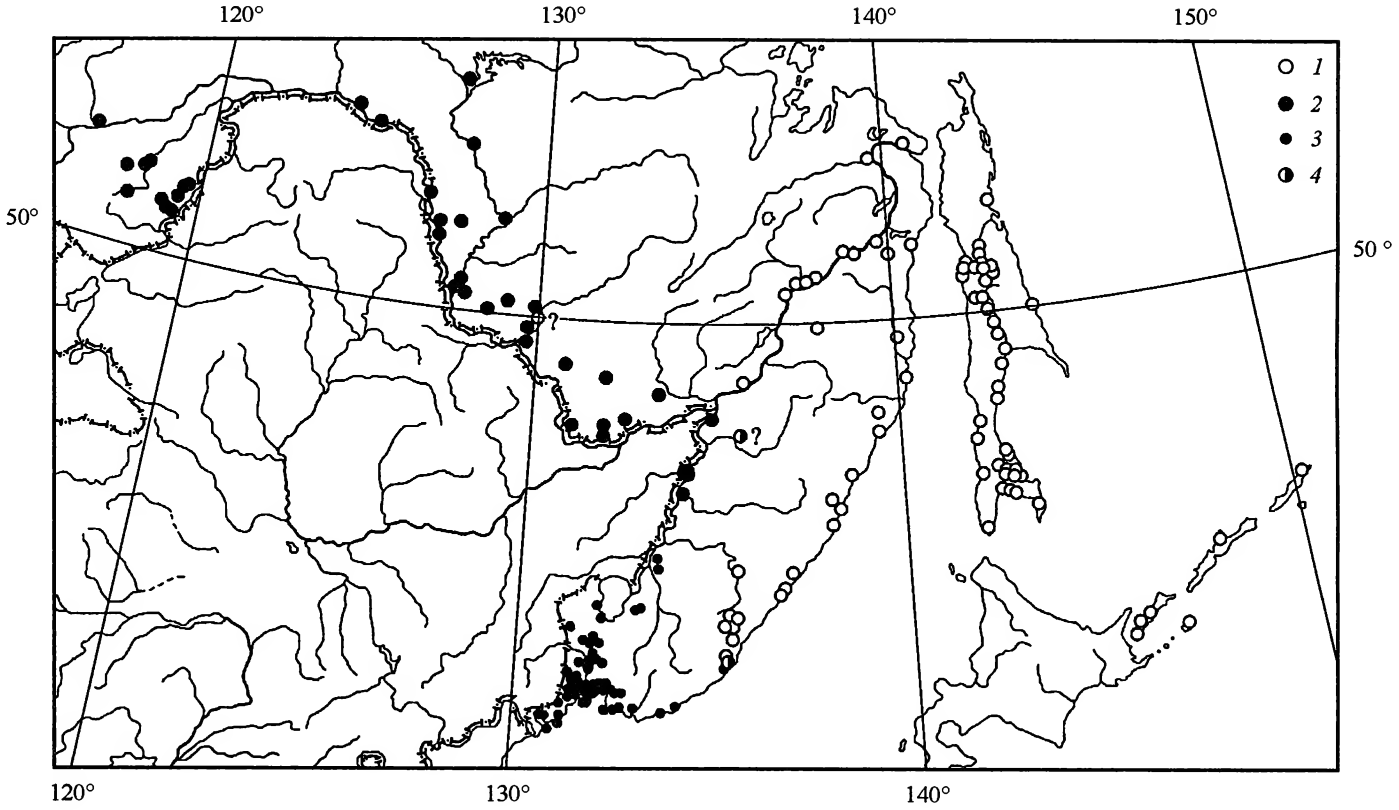


Рис. 4. Распространение *Platanthera metabifolia* (*1*), *P. densa* subsp. *densa* (*2*), *P. densa* subsp. *orientalis* (*3*) и *P.* × *mixta* (*4*) на территории России.

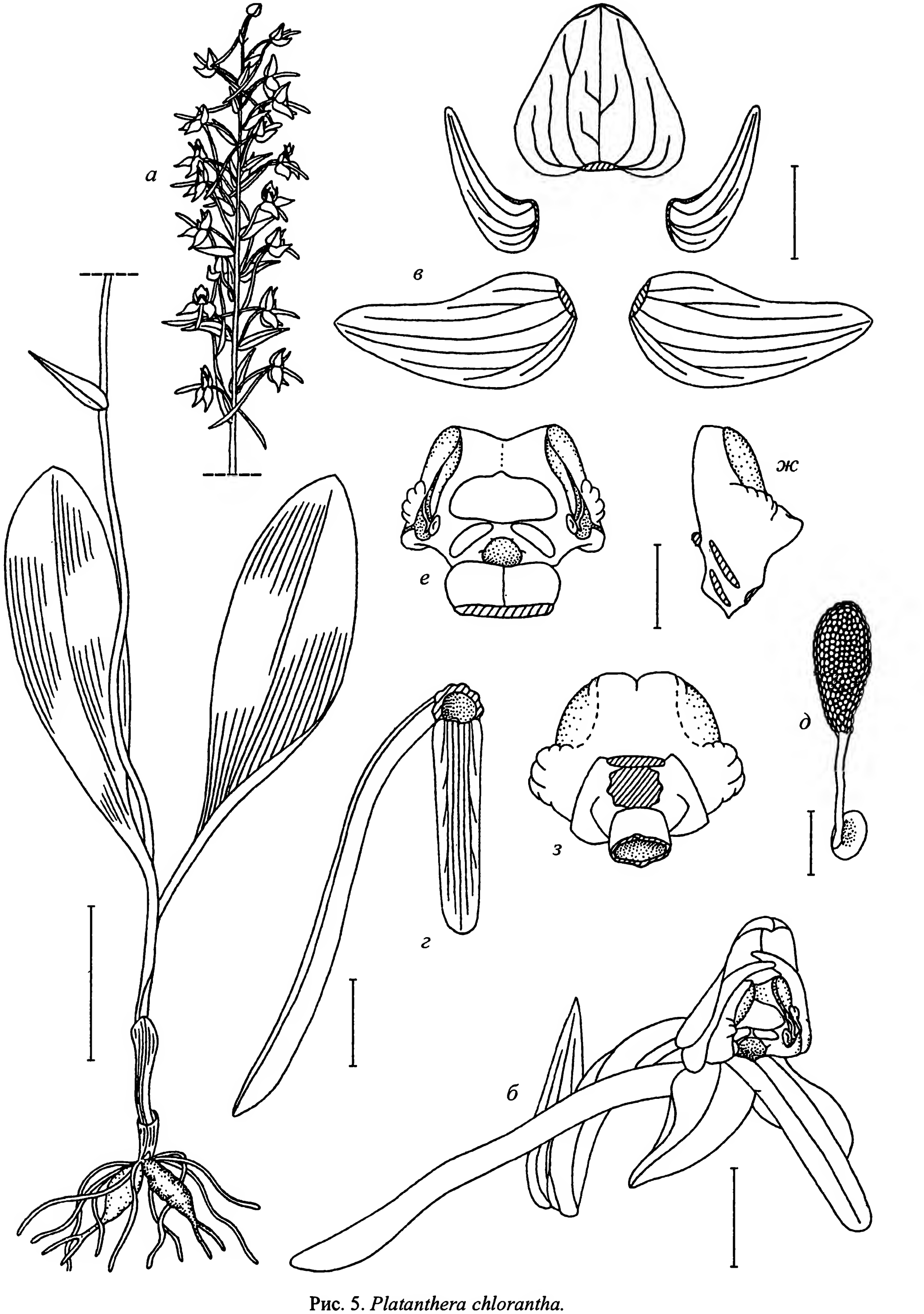


Рис. 5. *Platanthera chlorantha.*

а — цветущее растение; *б* — цветок; *в* — расправленные листочки околоцветника (без губы); *г* — губа; *д* — поллинарий; *е* — колонка, вид спереди; *ж* — колонка, вид сбоку; *з* — колонка, вид сзади. По гербарному образцу: Ленинградская обл., 29 VI 2005, Ефимов № РЕ31 — LECB (*а*) и спиртовому материалу: Ленинградская обл., 17 VI 2005, Ефимов; ботсад БИНа, из Карачаево-Черкессии, 2005, материал Е. О. Пуниной (*б*—*з*). Масштабные линейки: *а* — 5 см, *б*—*г* — 5 мм, *д* — 1 мм, *е*—*з* — 2 мм.

В гербарии Московского педагогического государственного университета (MOSP) мною был обнаружен ненормально развитый экземпляр («Краснодарский край, Туапсинский р-н, в 300 м на юг от Георгиевского моста. Грабовый лес. 22 VI 1989, В. П. Черновол, № 1921») с цветками, имеющими тенденцию к актиноморфности. Цветки имеют необычно короткий шпорец (короче 1 см дл.), аномальную губу, напоминающую остальные листочки околоцветника, не развитую завязь и редуцированную колонку размером около 1 мм дл.

4. *P. densa* Freyn, 1896, Österr. Bot. Zeitschr. 46 : 96, non Lindl. ex Wall., 1832, Numer. List.: 240, nom. nud. — *P. freynii* Kraenzl., 1913, Русск. Бот. Журн. 3—4 : 37, nom. illeg.; Невский, 1935, во Фл. СССР, 4 : 659; Вышин, 1996, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 8 : 316. — *P. sigmoidea* F. Maek., 1935, Journ. Jap. Bot. 11, 6 : 379. — *P. chlorantha* auct. non (Cust.) Rchb.: Ком., 1901, Тр. Петерб. бот. сада, 20 : 515, p. p.; Ком. и Клобукова-Алисова, 1931, 1 : 402, p. p.; Lang, 1999, in Fl. Reip. Pop. Sin. 17 : 292, p. p.

Описан из Восточной Сибири: «In Bergwiesen bei Kirpitschnaja sehr selten. VI 1893». Typus: W?. С. А. Невский (1935) указывает в качестве места хранения типа г. Прагу. В Праге при специальном исследовании данный тип нами обнаружен не был.

В отечественной литературе данный вид обычно приводится под названием *Platanthera freynii* Kraenzl., которое было предложено как заменяющее название для *P. densa* Freyn. Однако *P. densa* Lindl. ex Wall. не может рассматриваться как ранний омоним, поскольку не было действительно обнародовано.

4а. *P. densa* subsp. *densa* (рис. 7, *а—з*, 8).

Луга, заросли кустарников, лесные опушки и поляны, лиственные и смешанные, обычно разреженные леса. — Вост. Сиб.: Даур. (вост.); Дальн. Вост.: Зее-Бур., Уссур. (сев.) (рис. 4, *2*). — Общ. распр.: Азия (сев. и центр. Китай).

Мы относим *Platanthera sigmoidea* (Тип: China-borealis, Shansi, Sciao-Wu-Tai-Shan. Y. Nagai, 20 — TI) в синонимы к типовому подвиду на основе данных протолога: «The remarkable characteristic of this species is its recurved erect spur...».

4б. P. densa subsp. orientalis (Schlechter) Efimov comb. et stat. nov. — *P. chlorantha* var. *orientalis* Schlechter, 1919, Feddes Repert. Beih. 4 : 109. — *Habenaria subulifera* W. W. Smith, 1921, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 13 : 210. — *P. subulifera* (W. W. Smith) Schlechter, 1924, Feddes Repert. 20 : 381. — *P. chloranthella* Nakai ex F. Maek., 1935, Journ. Jap. Bot. 11, 5 : 302; Nakai, 1932, Veget. Koryo Exper. For.: 28, nom. nud. — *P. chlorantha* subsp. *orientalis* (Schlechter) Soó, 1969, Ann. Univ. Sci. Budapest, Biol., 11 : 62 (рис. 7, *и—л*, 8).

Описан из Восточной Азии: «Japan: Yeso; Nippon; Sikok; Kiusiu. Korea. China: Schonking; Tschili; Setschuan». Типовой материал, вероятно, утрачен в Берлине (B) во время Второй мировой войны. Neotypus (Efimov, hoc loco): Приморская обл., долина р. Монгугая [теперь р. Барабашовка], на юго-запад от д. Овчинниково, склон сопки, 4 VI 1913, Н. В. Дюкина (LE!).

Луга, заросли кустарников, лесные опушки и поляны, лиственные и смешанные, реже хвойные леса. — Дальн. Вост.: Уссур. (юг) (рис. 4, *3*). — Общ. распр.: Восточная Азия (вост. Китай, п-ов Корея).

Сведение *Habenaria subulifera* W. W. Smith (typus: China, Yunnan, Mekong-Salveen Divide. F. Kingdon Ward, 784 — E) в синонимы к данному подвиду основано на анализе изображения типового образца (Inoue, 1983б), где отчетливо видно, что цветки растения не имеют вверх направленных шпорцев. Первоописание же вида *P. chloranthella* Nakai ex F. Maek. (typus: Korea, prov. Kanhoku, prope Seisin. 19 VI 1909, T. Nakai — TI) содержит указание «calcar... curvato-pendens...», т. е. и в этом случае шпорцы направлены вниз, и данное название также синонимизировано нами с *P. densa* subsp. *orientalis.*

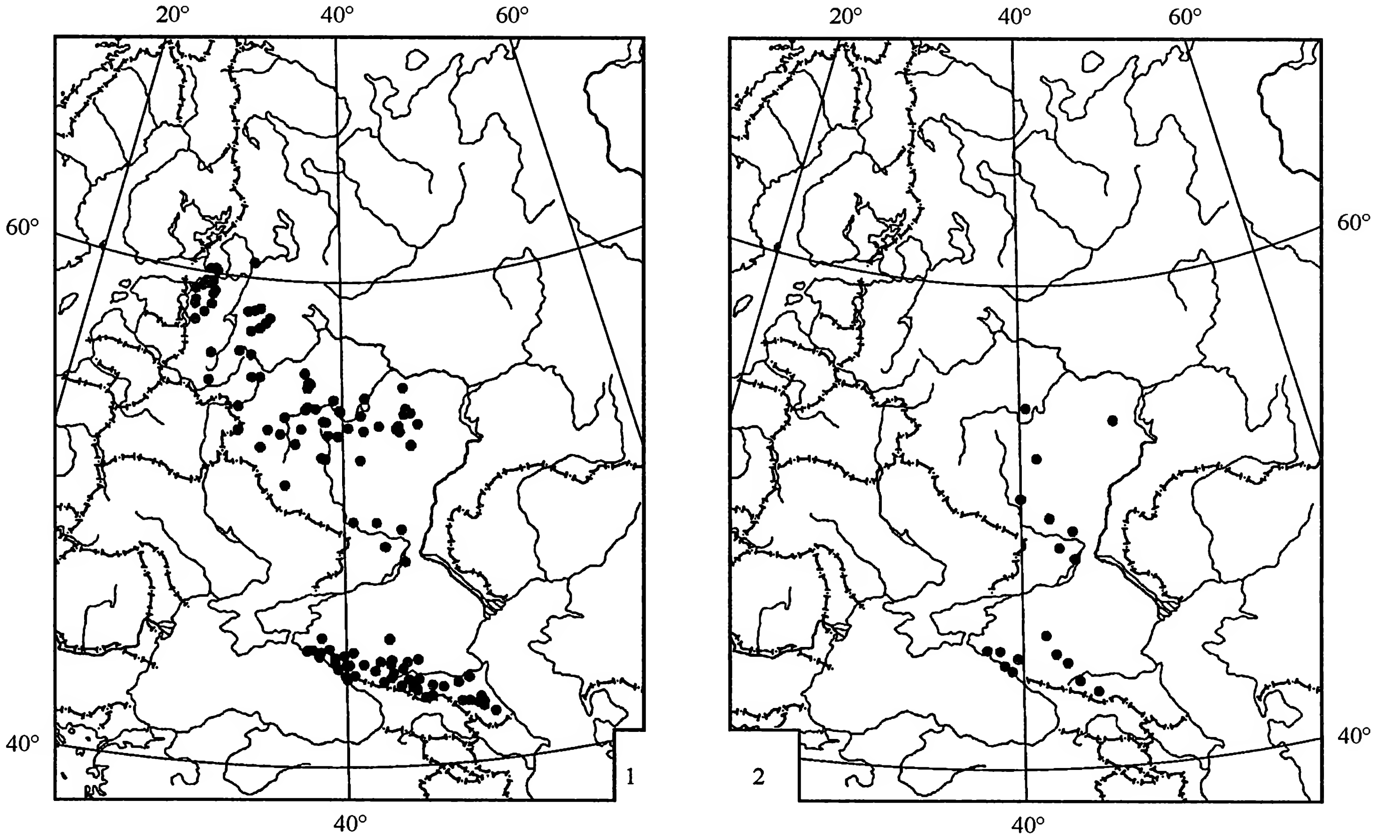


Рис. 6. Распространение *Platanthera chlorantha* (*1*) и *P.* × *graebneri* (*2*) на территории России.

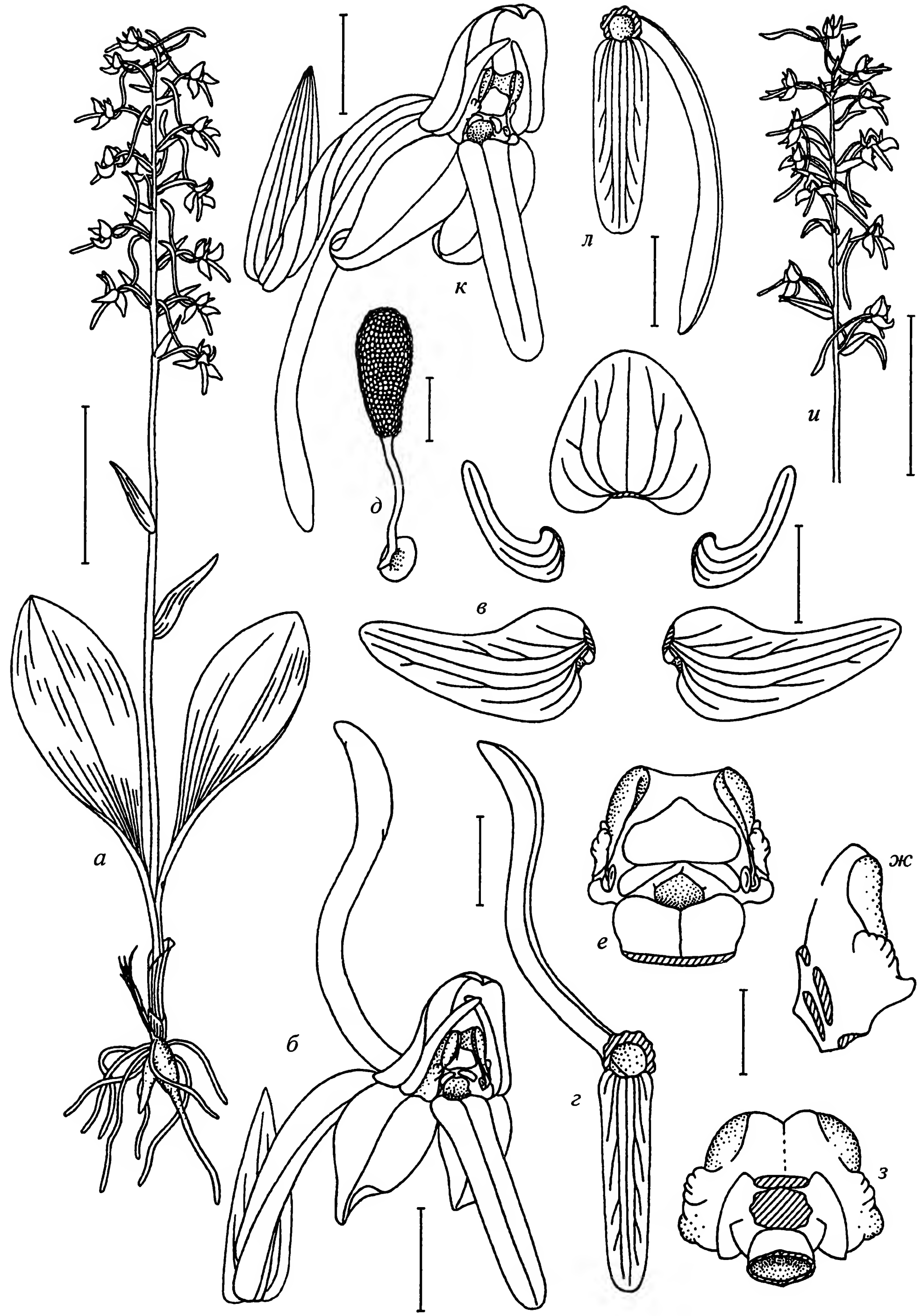


Рис. 7. *Platanthera densa.*

P. densa subsp. *densa*. *а* — цветущее растение; *б* — цветок; *в* — расправленные листочки околоцветника (без губы); *г* — губа; *д* — поллинарий; *е* — колонка, вид спереди; *ж* — колонка, вид сбоку; *з* — колонка, вид сзади. *P. densa* subsp. *orientalis*. *и* — соцветие; *к* — цветок; *л* — губа. По гербарным образцам: бассейн р. Зеи, 23 VI 1908, Прохоров, Кузенева № 188 — LE (*а*); Амуро-Буреинская низменность, 11 VI 1914, Криштофович № 112 — LE (*б—з*); долина р. Монгугая, 13 VI 1896, Рындин № 53 — LE (*и*); берег р. Суйфуна, 17 VI 1913, Шипчинский № 273 — LE (*к—л*). Масштабные линейки: *а*, *и* — 5 см, *б—г*, *к*, *л* — 5 мм, *д* — 1 мм, *е—з* — 2 мм.

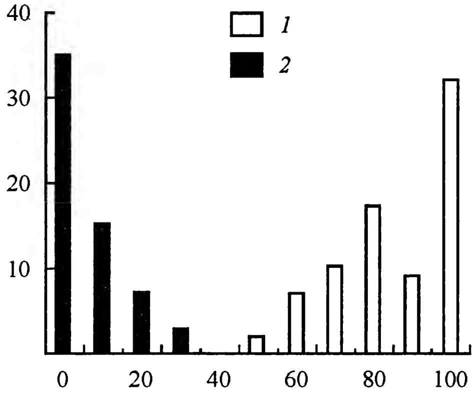


Рис. 8. Различие между *Platanthera densa* subsp. *densa* (*1*) и *P. densa* subsp. *orientalis* (*2*) по количеству цветков с поднятыми вверх шпорцами.

По оси абсцисс — доля цветков в соцветии с поднятыми вверх шпорцами, %; по оси ординат — число растений. Всего учтено137 особей, 1598 цветков. Подсчеты произведены по материалам гербария LE.

5. *P.* × *graebneri* (M. Schulze) Domin, 1935, Preslia, 13—15 : 50. — *P.* × *hybrida* f. *graebneri* M. Schulze, 1898, Österr. Bot. Zeitschr. 48 : 115 («*P. chlorantha* × *solstitialis* f. *graebneri*»), nom. illeg. — *P.* × *hybrida* Brügg., 1882, Jahrb. Nat. Ges. Graubünden, 25 : 107, nom. ambig.; M. Schulze, 1898, l. c.: 115 («*P. chlorantha* × *solstitialis* f. *hybrida*»). — *P. intermedia* N. Skibitska, in sched. (*P. bifolia* × *P. chlorantha*).

Описан из Германии или Польши: («bei Karwenbruch bei Putzig in West-Preussen»). Typus: W?.

Встречается в местообитаниях родительских видов. — Европ. часть: Верх.-Волж., Волж.-Дон., Ниж.-Дон.; Кавк.: Б. Кавк., Зап. Закавк. (рис. 6, *2*). — Общ. распр.: Европа, Кавказ (Грузия, Азербайджан), Юго-Зап. Азия (Турция).

Может быть найден и в других районах, где перекрываются ареалы родительских видов.

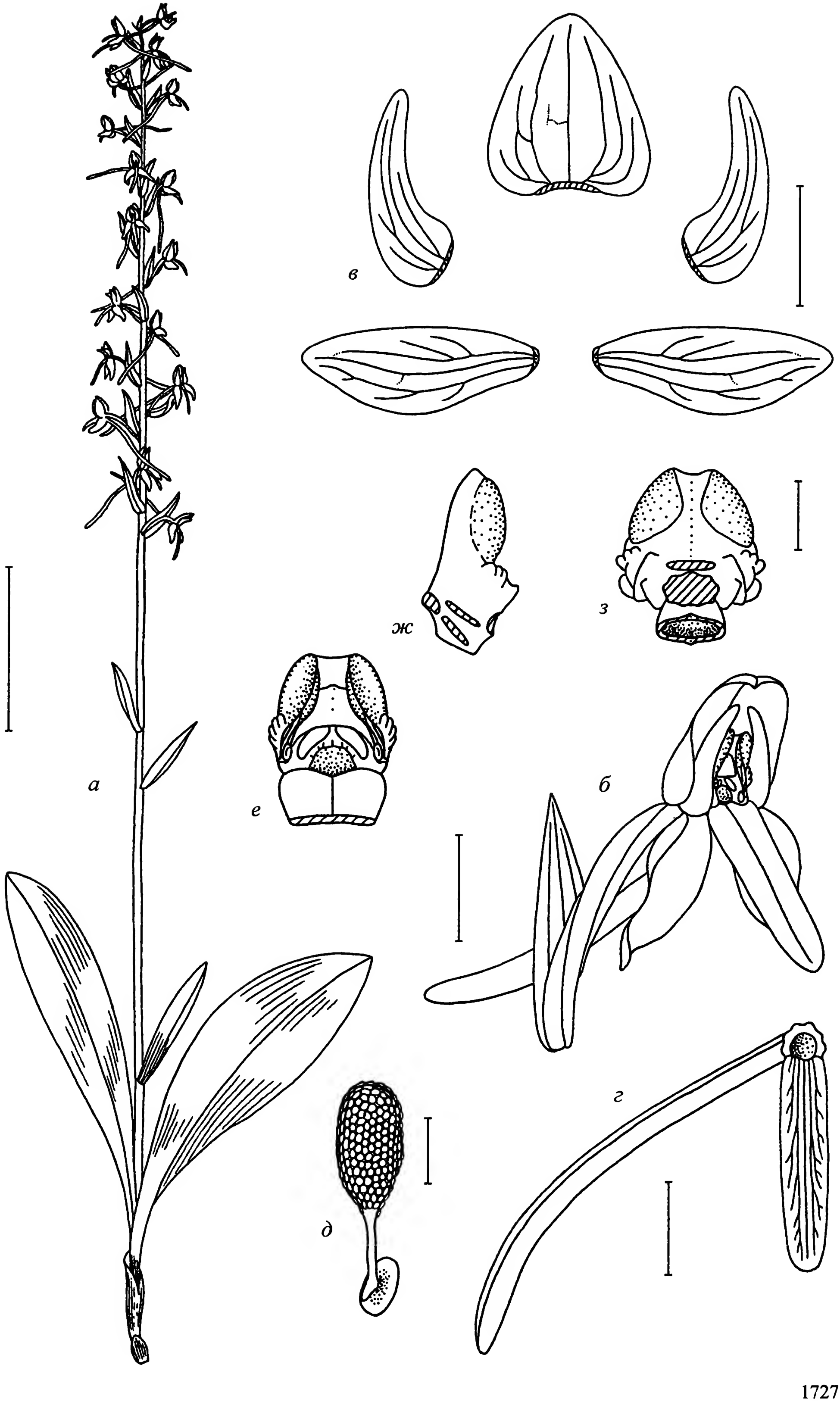
M. Schulze (1898) различал две формы данного гибрида — возникающие при скрещивании *P. chlorantha* с типичной *P. bifolia* и с *P. bifolia* var. *patula* Drejer. Первый гибрид он называет «*P. chlorantha* × *solstitialis* f. *hybrida*», а второй — «*P. chlorantha* × *solstitialis* f. *graebneri*». Второе название является незаконным по отношению к приводимой гибридной формуле, так как ранг нототаксона должен соответствовать наиболее низкому из рангов родительских таксонов (в данном случае не форма, а разновидность). Однако это название окажется законным в случае, если ранг родительской разновидности понижается до ранга формы, а значит, будет законна и комбинация *P.* × *graebneri* (M. Schulze) Domin. Позднее M. Schulze (1904) при исследовании автентичного материала *P.* × *hybrida* Brügg. (описан из Швейцарии: «einem lichten Föhrenbestande „in Böschen" ob dem Lürlibad bei Chur, ca. 720 M. ü. M. d. 13. — 16. Juli (1879)», typus: K?, L?) показал, что он представлен негибридной *P. bifolia*. Протолог также подтверждает это, где указывается, что пыльник растений практически идентичен *P. bifolia*. Наиболее же достоверная отличительная особенность гибрида состоит именно в расположении тек пыльников, промежуточном между родительскими видами.

Гибридные растения характеризуются широким размахом изменчивости морфологических признаков, имеющих промежуточный характер между значениями признаков родительских видов. При этом возвратные скрещивания сглаживают границы признаков. У типичных гибридных растений поллинарий 2—3.5 мм дл., ко-

---

Рис. 9. *Platanthera* × *mixta*.

а — цветущее растение; *б* — цветок; *в* — расправленные листочки околоцветника (без губы); *г* — губа; *д* — поллинарий; *е* — колонка, вид спереди; *ж* — колонка, вид сбоку; *з* — колонка, вид сзади. (По типу). Масштабные линейки: *а* — 5 см, *б*, *г* — 5 мм, *в* — 4 мм, *д* — 1 мм, *е*—*з* — 2 мм.


в
ж
з
е
а
б
г
д

лонка 2—4 мм шир., теки пыльника расставлены по всей длине и расходятся книзу (но иногда незначительно), расстояние между ними в верхней части 0.5—1 мм, на уровне прилипалец 1—3 мм. У живых растений заметно, что шпорец немного расширен на верхушке.

Данный гибрид по морфологическим признакам трудноотличим от *P.* × *mixta.*

Гибриды между *P. bifolia* и *P. chlorantha* встречаются редко. Это, вероятно, связано с тем, что родительские виды имеют разное время цветения и опыляются разными способами. Детальное описание морфологии, географического распространения гибрида между *P. bifolia* и *P. chlorantha* и условий их возникновения в Фенноскандии приводит Нильсон (Nilsson, 1983, 1985). Он отмечает также, что в отдельных случаях гибридизация принимает интрогрессивный характер. Кроме Фенноскандии, гибридные растения известны из Испании, Франции, Нидерландов, Германии, Великобритании, Дании, бывшей Югославии, Греции, Польши, Латвии, Эстонии, Турции (Vermeulen, 1958; Nilsson, 1985; Günther, 2001—2005; Aizpuru, 2005; M. Ryla, личн. сообщ.). Существуют литературные данные и о нахождении гибрида в России (Nilsson, 1985; Цвелёв, 2000), однако без указания конкретных местонахождений и цитирования гербарных образцов. В ходе изучения гербарного материала выяснилось, что в России наибольшее количество гибридов встречается на Кавказе и в Волгоградской обл. (вне России — в Закавказье и Крыму). Возможно, что «более южное» распространение гибридов (при том, что ареалы родительских видов перекрываются и намного севернее) связано с тем, что в данных областях разница во времени их цветения выражена слабее. Было достоверно показано (Nilsson, 1985), что гибридные растения обильны в тех областях, где *P. chlorantha* встречается чаще, чем *P. bifolia*, что хорошо согласуется с распространением гибридных растений в России.

Представляет интерес механизм дифференциации видов *Platanthera* по признаку широкого или узкого связника. Предполагается (Inoue, 1983a; Nilsson, 1983; Hapeman, Inoue, 1997), что признаки пыльника определяются специализацией видов к различным способам опыления ночными бабочками. При опылении *Platanthera bifolia* и *P. metabifolia*, видов с узким связником и более менее параллельными теками, прикрепление поллиния происходит в основании хоботка опылителя. При опылении видов с широким связником и расходящимися к основанию теками (*P. chlorantha* и *P. densa*) поллинии прикрепляются на глаза. Этот фактор, возможно, и определяет специфическое расположение тек пыльника у этих пар видов, способствуя их обособлению. Промежуточные особи имеют меньший успех опыления, так как голова ночных бабочек между хоботком и глазами покрыта густыми волосками, на которых прилипальца не удерживаются. В роде *Platanthera* известны и другие пары видов, неродственные *P. bifolia*, обособленность которых поддерживается сходным механизмом (*P. psycodes* (L.) Lindl. и *P. grandiflora* (Bigel.) Lindl., *P. leucophaea* (Nutt.) Lindl. и *P. praeclara* Sheviak et M. L. Bowles), причем прикрепление поллиниев в основании хоботка считается первичным (Reddoch, Reddoch, 1993; Hapeman, Inoue, 1997).

Изученные образцы с территории Европейской России (specimina examinata e Rossia europaea): *Рязанская обл.*: Спасский р-н, Окский государственный заповедник, 109/117 кв., 17 05 1989, Шведчикова — MW!. *Республика Мордовия* : Большеберезняковский р-н, южнее д. Симкино, 05 06 1979, Барабанова, Кривошеина — MW!. *Тамбовская обл.*: Umgebung v. Tambov, 1897—1899, Шираевский — LE! (обнаружены листы с родительскими видами, имеющие идентичную этикетку). *Пензенская обл.*: Пензенский уезд, без даты, Племянников, получено от В. Я. Цингера — MW!. *Воронежская обл.*: Бобровский уезд, Шипов лес, 05 06 1983, Баранец — LE!. *Волгоградская обл.*: Клетский р-н, 4—5 км З пос. Перелазовский, 49°07′N—42°30′E, 14 06 1994, Скворцов, Бочкин, Клинкова — MHA!; Калачевский р-н, 3 км С хут. Пятиизбянского, пр. берег Дона, балка Пятиновская, 48°37′N—43°27′E, 11 06 1994, Майоров, Бочкин, Скворцов — MHA!; Нехаевский р-н, в 5 км С хут. Красново, 6—07 VI 1982, Белянина, Удинцева — MHA!

6. P. × mixta Efimov notho sp. nov. (P. densa × P. metabifolia).

Planta intermedia inter *P. densa* Freyn et *P. metabifolia* F. Maek. est. Sepalum medianum 4—6 mm lg., 3—5 mm lt., sepala lateralia 5—9 mm lg., 3—5 mm lt. Petala lateralia 3.5—6 mm lg., 1—2 mm lt. Labium 7—15 mm lg., 1—2 mm lt., calcar 20—23 mm lg., apicem versus subdilatatus. Gynostemium 2—4 mm lt., loculi antherae basi divergentes, connectivum apice 0.5—1.5 mm lt., basi 1.5—3.5 mm lat. Pollinarium 2—3.5 mm lg. (fig. 9).

Holotypus: [Rossia,] Mandschuria, Sinus Olg[ae]., 15—20 VI 1863, Dr. Albrecht (LE!).

Растение, морфологически промежуточное между *P. densa* Freyn и *P. metabifolia* F. Maek. Срединный чашелистик 4—6 мм дл., 3—5 мм шир., боковые 5—

9 мм дл., 3—5 мм шир. Боковые лепестки 3.5—6 мм дл., 1—2 мм шир. Губа 7—15 мм дл., 1—2 мм шир.; шпорец 20—23 мм дл., к верхушке слегка расширен. Колонка 2—4 мм шир.; теки пыльника книзу расходящиеся. Связник в верхней части 0.5—1.5 мм, в нижней части 1.5—3.5 мм шир. Поллинарий 2—3.5 мм дл. (рис. 9).

Голотип: [Россия], Mandschuria, Sinus Olg., 15—20 VI 1863, Dr. Albrecht (LE!).

Паратипы (paratypi): *Приморский край*: coast of Manchuria (Wilford, 1859, LE!); St. Olga (Maximowicz, 19 06 1860, LE!); устье р. Вай-Фудин, зал. Св. Ольги (Maximowicz, 21 06 1868, LE!).

Возможно, один экземпляр из Хабаровского края («Лазовский р-н, с. Полетное, 21 06 1968, Калашникова, Видман — MOSP!») также представляет собой гибрид *P.* × *mixta.*

Луга, разреженные леса. — Дальн. Вост.: Уссур. (рис. 4, *4*) — Общ. распр.: эндемик.

Благодарности

Приношу благодарность Л. В. Аверьянову за общее руководство работой, а также Т. В. Егоровой, А. В. Ермошкину, А. Б. Мельниковой, А. Н. Сенникову, С. Д. Шлотгауэр и В. В. Якубову.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-49595) и президента РФ в рамках программы развития ведущих научных школ (НШ-2198.2003.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов Л. В. Орхидные (*Orchidaceae*) Средней России // Turczaninowia. 2000. Т. 3. Вып. 1. С. 30—53.

Андриевская Е. А. К вопросу о сохранении редких растений *Calypso bulbosa* и *Platanthera bifolia* (сем. *Orchidaceae*) на территории Красночикойского р-на Читинской обл. // Проблемы сохранения разнообразия растительного покрова Внутренней Азии. Улан-Удэ, 2004. Ч. 1. С. 16—17.

Бордзіловський Є. І. Любка — *Platanthera* Rich. // Флора УРСР. Київ, 1950. Т. 3. С. 366—370.

Варгина Н. Е., Суров Ю. П. Ареал *Platanthera chlorantha* (Cust.) Reichenb. — Любка зеленоцветковая // Ареалы лекарственных и родственных им растений СССР. Изд. 2. Л., 1990. С. 126—127.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Вышин И. Б. Сем. Ятрышниковые, или Орхидные — *Orchidaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1996. Т. 8. С. 301—339.

Ганешин С. С. Материалы к флоре Балаганского, Нижнеудинского и Киренского Заводов Иркутской губернии. Петроград, 1915. 300 с.

Егорова Т. В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств. СПб.; Сент-Луис, 1999. 772 с.

Иванова Е. В. Семейство *Orchidaceae* — ятрышниковые, или орхидные // Флора Сибири. Новосибирск, 1987. *Araceae — Orchidaceae.* С. 125—145.

Клер О. Материалы о флоре Уральского края. Статья 1-я // Записки Уральского общества любителей естествознания. 1874. Т. 1. Вып. 1. С. 46—89.

Комаров В. Л. Флора Маньчжурии. Т. 1 // Тр. Петерб. бот. сада. 1901. Т. 20. С. 1—560.

Комаров В. Л., Клобукова-Алисова Е. Н. Определитель растений Дальневосточного Края. Т. 1. Л., 1931. 622 с.

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1929. Вып. 3. С. 377—718.

Маевский П. Ф. Флора Средней полосы европейской части СССР. Изд. 9. Л., 1964. 880 с.

Невский С. А. Сем. Ятрышниковые — *Orchidaceae* Lindl. // Флора СССР. Л., 1935. Т. 4. С. 589—730, 750—754.

Победимова Е. Г., Гладкова В. Н. Флористические исследования на острове Валааме // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 4. С. 495—508.

Перфильев И. А. Флора Северного Края. Архангельск, 1936. Ч. 2—3. 397 с.

Спасская Н. А., Суров Ю. П., Журба О. В. Ареал *Platanthera bifolia* (L.) Rich. — Любка двулистная // Ареалы лекарственных и родственных им растений СССР. Изд. 2. Л., 1990. С. 124—125.

Степанов Н. В. Хромосомные числа некоторых таксонов высших растений флоры Красноярского края // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 2. С. 135—139.

Сюзев П. В. Конспект флоры Урала в пределах Пермской губернии. М., 1912. 206 с.

Сюзев П. В. Очерк растительности Билимбаевского Завода // Записки Уральского общества любителей естествознания. 1890—1891. Т. 12. Вып. 2. С. 13—41.

Флора СССР. Алфавитные указатели к тт. 1—30. М.; Л., 1964. 262 с.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. Ан. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.

Числа хромосом цветковых растений флоры СССР. *Moraceae — Zygophyllaceae* / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. СПб., 1993. 430 с.

Aizpuru I. Platanthera Rich. // Flora Iberica. Madrid, 2005. Vol. 21. P. 77—81.

Ascherson P., Graebner P. Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Leipzig, 1905—1907. Bd 3. 934 p.

Baumann H., Künkele S., Lorenz R. Die nomenklatorischen Typen der von Linnaeus veröffentlichten Namen europäischer Orchideen // Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. 1989. Jg. 21. H. 3. P. 355—700.

Baumann H., Künkele S., Lorenz R. Taxonomische Liste der Orchideen Deutschlands // Journ. Eur. Orch. 2002. Jg. 34. H. 1. P. 129—206.

Baumann B., Baumann H., Lorenz R., Peter R. Beiträge zur Orchideenflora des östlichen Transkaukasus und Talysch (Aserbaidschan) // Journ. Eur. Orch. 2003. Jg. 35. H. 1. P. 163—231.

Camus E.-G., Camus A. Iconographie des Orchidées d'Europe et du Bassin Méditerranéen. Paris, 1929. T. 2. 321 p.

Günther B. 2001—2005. http://www.guenther-blaich.de/ (Интернет-ресурс, содержащий информацию о дикорастущих гибридах европейских орхидных).

Hæggström C.-A. Does *Platanthera bifolia* subsp. *bifolia* (*Orchidaceae*) occur in Finland? // Ann. Bot. Fenn. 1994. Vol. 31. P. 215—221.

Hapeman J. R., Inoue K. Plant-pollinator interactions and floral radiation in *Platanthera* (*Orchidaceae*) // Givnish T. J., Sytsma K. J. Molecular Evolution and Adaptive Radiation. Cambridge, 1997. P. 433—454.

Index to Plant Chromosome numbers (IPCN). 2006. http://mobot.mobot.org/W3N/Search/ipcn.html.

Inoue K. Systematics of the genus *Platanthera* (*Orchidaceae*) in Japan and adjacent regions with special reference to pollination // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sect. 3. 1983a. Vol. 13. N 3. P. 285—374.

Inoue K. Notes on *Platanthera* (*Habenaria*) from Yunnan and northern Burma described by W. W. Smith // Journ. Jap. Bot. 1983b. Vol. 58. N 10. P. 306—315.

Kraenzlin F. Orchidaceae Sibiriae // Русск. Бот. журн. 1913. № 3—4. С. 29—60.

Lang K. Platanthera L. C. Rich. // Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Beijing, 1999. T. 17. P. 285—327.

Lee T. B. Illustrated Flora of Korea. Phyongyang, 1999. 990 p.

Løjtnant B. Nomenclatural notes upon Scandinavian orchids // Fedd. Rep. 1978. Bd 89. H. 1. P. 13—18.

Nilsson L. A. Processes of isolation and introgressive interplay between *Platanthera bifolia* (L.) Rich. and *P. chlorantha* (Custer) Reichb. (*Orchidaceae*) // Bot. Journ. Linn. Soc. 1983. N 87. P. 325—350.

Nilsson L. A. Characteristics and distribution of intermediates between *Platanthera bifolia* and *P. chlorantha* (*Orchidaceae*) in the Nordic countries // Nord. Journ. Bot. 1985. Vol. 5. N 5. P. 407—419.

Pridgeon A. M., Cribb P. J., Chase M. W., Rasmussen F. N. Genera Orchidacearum, Oxford, 2001. Vol. 2. Pt 1. 464 p.

Przydyba K. Efektywność zapylania w wyspowych populacjach gatunków z rodziny *Orchidaceae* w Biebrzańskim Parku Narodowym // Ogólnopolskiego przeglądu działalności studenckich kół naukowych przyrodników. Białystok, 2003. P. 47—53.

Reddoch A. H., Reddoch J. M. The species pair *Platanthera orbiculata* and *P. macrophylla* (*Orchidaceae*): taxonomy, morphology, distribution and habitats // Lindleyana. 1993. Vol. 8. N 4. P. 171—187.

Reichenbach H. G. Icones florae Germanicae et Helveticae. Lipsiae, 1851. Vol. 13—14. 194 p.

Renz J., Taubenheim G. Platanthera L. C. M. Richard // Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh, 1984. Vol. 8. P. 473—475.

Schlechter R. Orchideologiae Sino-Japonicae Prodromus // Fedd. Rep. Beih. 1919. Bd 4. 319 p.

Schulze M. Weitere Nachträge zu «Die Orchidaceen Deutschlands, Deutsch-Oesterreichs und der Schweiz» // Österr. Bot. Zeitschr. 1898. Jg. 48. P. 49—53, 109—115.

Schulze M. Heimische Orchideen // Mitt. Thüring. Bot. Ver. 1904. H. 19. P. 101—122.

Tanaka R. Chromosome numbers of some species of *Orchidaceae* from Japan and its neighbouring area // Journ. Jap. Bot. 1965. Vol. 40. N 3. P. 65—77.

Vermeulen P. Varieties and forms of Dutch Orchids // Nederlandsch Kruidkundig Archiff. 1949. Deel 56. P. 204—242.

Vermeulen P. Orchidaceae // Flora Neerlandica. Amsterdam, 1958. Deel 1. Afl. 5. 127 p.

SUMMARY

The paper represents the taxonomical treatment of the species belonging to the genus *Platanthera* Rich., sect. *Platanthera*, subsect. *Platanthera* (*Orchidaceae*) in Russia. The diagnostic features of the species are examined and the key for their determination is given. The maps of the species distribution in Russia are presented. The information on Far Eastern species *P. densa* Freyn and *P. metabifolia* F. Maek. was sufficiently verified. *P. metabifolia* was shown to be absent in the southern and central parts of Primorye. *P. densa* Freyn and *P. metabifolia* F. Maek. cooccur only within the small territory, where their hybrid *P.* × *mixta* Efimov, newly described, is found. The distribution of *P. chlorantha* (Cust.) Rchb. is verified. The information on the distribution of *P.* × *graebneri* (M. Schulze) Domin (*P. bifolia* (L.) Rich. × *P. chlorantha*) in Russia is presented. The correct names *P. densa* for *P. freynii* Kraenzl. and *P. metabifolia* for *P. extremiorientalis* Nevski are accepted. The new subspecies *P. densa* subsp. *orientalis* (Schlechter) Efimov is found in Russia.

УДК 561.5 (551.763) Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 11

© Л. Б. Головнёва

РОД *MENISPERMITES* В МЕЛОВЫХ ФЛОРАХ СЕВЕРНОЙ АЗИИ

L. B. GOLOVNEVA. THE GENUS *MENISPERMITES* IN THE CRETACEOUS FLORAS OF NORTHERN ASIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: Lina_Golovneva@mail.ru
Поступила 16.02.2006
Окончательный вариант получен 20.04.2006

В результате изучения отпечатков листьев из типового местонахождения Симоново на основе материалов О. Heer и коллекции Тюменского Нефтегазового университета вновь создана комбинация *Menispermites sibiricus* (Heer) comb. nov., ранее сделанная И. В. Лебедевым и отвергнутая как незаконная из-за ошибочной и неполной ссылки на базионим. Проведена ревизия представителей рода *Menispermites* в меловых отложениях Северной Азии, приводятся данные о географическом и стратиграфическом распространении видов.

Ключевые слова: меловой период, *Menispermites*, Северная Азия.

К вымершему роду *Menispermites* относят лопастные, обычно пельтатные, листья с пальчатым краспедодромным жилкованием. Они наиболее характерны для альб-туронских флор Сибирско-Канадской палеофлористической области.

Род *Menispermites* был впервые выделен L. Lesquereux (1874) в верхнемеловой флоре формации Дакота из Канзаса. Диагноз рода по Lesquereux выглядит следующим образом: «Leaves large, coriaceous or subcoriaceous, broadly deltoid, more or less distinctly three-lobed, with obtuse divisions, and borders entire or undulate; nervation palmately 3—5 nerved, from a peltate or subpeltate, truncate or subcordate base; primary veins craspedodrome, their points joining the borders of the lobes, but their divisions following along them by a series of curves upon each others, or of multiple festoons, as seen in the leaves of the present *Menispermum canadense* especially». Lesquereux было описано 3 вида, из которых типовым впоследствии был выбран *M. obtusilobus* Lesq. (Knowlton, 1919). В дальнейшем из верхнемеловых и третичных отложений Америки было описано около 50 видов рода *Menispermites*, морфология которых часто значительно отличалась от первоначального диагноза Lesquereux. Их подробный обзор и частичная ревизия даны в статье С. Г. Жилина (1974).

Задачей данной работы является таксономическая ревизия видов рода *Menispermites* из верхнемеловых флор Северной Азии и анализ их стратиграфического и географического распространения. При этом мы придерживаемся первоначальной трактовки рода, данной Lesquereux (1874).

По морфологии листья *Menispermites* имеют значительное сходство с листьями современного рода *Menispermum*. Однако близкие морфотипы встречаются в семействах *Nymphaeaceae* и *Piperaceae*, поэтому большинство исследователей рассматривают *Menispermites* как род неясного систематического положения, не связывая его с мениспермовыми. Недавно из сеноманских отложений тимердяхской свиты Лено-Вилюйской впадины были описаны мелкие актиноморфные пестичные цветки *Callicrypta chlamydea* Krassilov et Golovn. (Krassilov, Golovneva, 2004), которые характеризуются значительным сходством с цветками мениспермовых. Эти находки подтверждают существование ранункулид в сеномане Северной Азии, но прямых доказательств принадлежности этих цветков к растениям, имеющим листья *Menispermites*, пока не имеется, хотя остатки *Menispermites* встречаются в том же местонахождении. Вообще нужно отметить, что остатки цветков и плодов ранункулид очень редко встречаются в меловых отложениях, несмотря на древний характер этой группы. Сходство с ранункулидами предполагается для родов *Caspiocarpus* с мелкими однопестичными цветками (Vachrameev, Krassilov, 1979) и *Hyrcantha* с пятичленными цветками и недифференцированным околоцветником (Krassilov et al., 1983) из меловых отложений Казахстана.

Остатки рода *Menispermites* на территории Северной Азии впервые были найдены Н. А. Лопатиным (1876) в местонахождении Симоново на р. Чулым в юго-восточной части Западной Сибири. О. Heer (1878) описал их под названием *Acer sibiricum* Heer. Впоследствии И. В. Лебедев (1955), собравший более полную коллекцию из этого местонахождения, справедливо перевел этот вид из современного рода *Acer* в род *Menispermites*. Примерно в то же время В. А. Вахрамеев (1952) описал из верхнеальбских отложений Кульденен-Темира очень сходные лопастные щитковые листья как *M. kryshtofovichii* Vachr. В своей статье Жилин (1974) отверг название *Menispermites sibiricus* (Heer) I. Lebed. как незаконное, поскольку Лебедев при описании образцов из Симоново не дал правильной полной ссылки на базионим и предположил видовую идентичность листьев *Menispermites* из Симоново с листьями из Кульденен-Темира. В дальнейшем в литературу вошло название Вахрамеева — *M. kryshtofovichii*. А. Б. Герман при изучении верхнемеловой флоры Северо-Западной Камчатки расширил и дополнил диагноз этого вида (Герман, Лебедев, 1991), поскольку описание Вахрамеева было основано на фрагментарном материале. В последние годы нами была изучена довольно большая выборка листьев *Menispermites* (около 20 целых экземпляров) из местонахождения Симоново, что дало возможность подробно охарактеризовать их морфологию и изменчивость. В результате мы пришли к выводу о видовой идентичности листьев *Menispermites* из Симоново и листьев *M. kryshtofovichii* из Кульденен-Темира, а также о необходимости восстановления комбинации *Menispermites sibiricus*, поскольку видовое название Heer является приоритетным для данного вида и валидным. Ниже дается новое подробное описание *Menispermites sibiricus* (Heer) Golovn., comb. nov., поскольку типовые экземпляры *M. sibiricus* и *M. kryshtofovichii* являются фрагментарными и первоначальные диагнозы обоих видов неполные и не отражают внутривидовой изменчивости.

Род *MENISPERMITES* Lesq., 1874

Menispermites sibiricus (Heer) Golovn. comb. nov.

Табл. I—III; рис. 1—3.

Acer sibiricum Heer, 1878 : 46, tab. 10, fig. 4b, 5a, tab. 12, fig. 1b. — *Protoacerophyllum sibiricum* (Heer) Iljinskaja, Ильинская, 1974 : 151, рис. 96, 4. — *Menispermites sibiricus* (Heer) I. Lebed. non rite publ., Лебедев, 1955 : 199, табл. 30, фиг. 1; Лебедев, 1962 : 258, табл. 49, фиг. 1. — *M. kryshtofovichii* Vachr., Вахрамеев 1952 : 194, табл. 14, фиг. 5, 6, табл. 15, фиг. 6, рис. 41; Жилин, 1974 : 99, табл. 37, фиг. 5, табл. 40, фиг. 7; Шилин, 1986 : табл. 8, фиг. 2, 4, табл. 9, фиг. 1; Герман, Лебедев 1991 : 67, табл. 2, фиг. 5, рис. 13. — *M. simonovskiensis* I. Lebed., Лебедев, 1962 : 258, табл. 65, фиг. 2. — *M. tschulimensis* I. Lebed., Лебедев, 1962 : 258, табл. 49, фиг. 5. — *M. syrdariensis* Shilin, Шилин, 1986 : 113, табл. 9, фиг. 3, табл. 10, фиг. 4. — *M. septentrionalis* auct. non Hollick, Герман, Лебедев 1991 : 68, табл. 1, фиг. 4, табл. 2, фиг. 4. — *Nymphaeites tener* Heer, 1878 : 44, tab. 13, fig. 7.

Diagnosis (Heer, 1878): «A. foliis ambitu cordato-subrotundis, 5-lobatis; lobo medio trilobato; lobis latis, brevibus, apice acuminates, integerrimis vel modo infimis sparsim dentatis, sinubus angulum rectum vel obtusum formantibus».

Lectotype. Specimen, figured by Heer (1878), tab. 10, fig. 4b. Deposit place unknown. Fig. 1, *4*.

Material. Chulym-Enisei depression, Simonovo Fm, the Cenomanian-Turonian, collection of the Tumen Oil and Gas University, Simonovo, specimens 4, 55, 252,

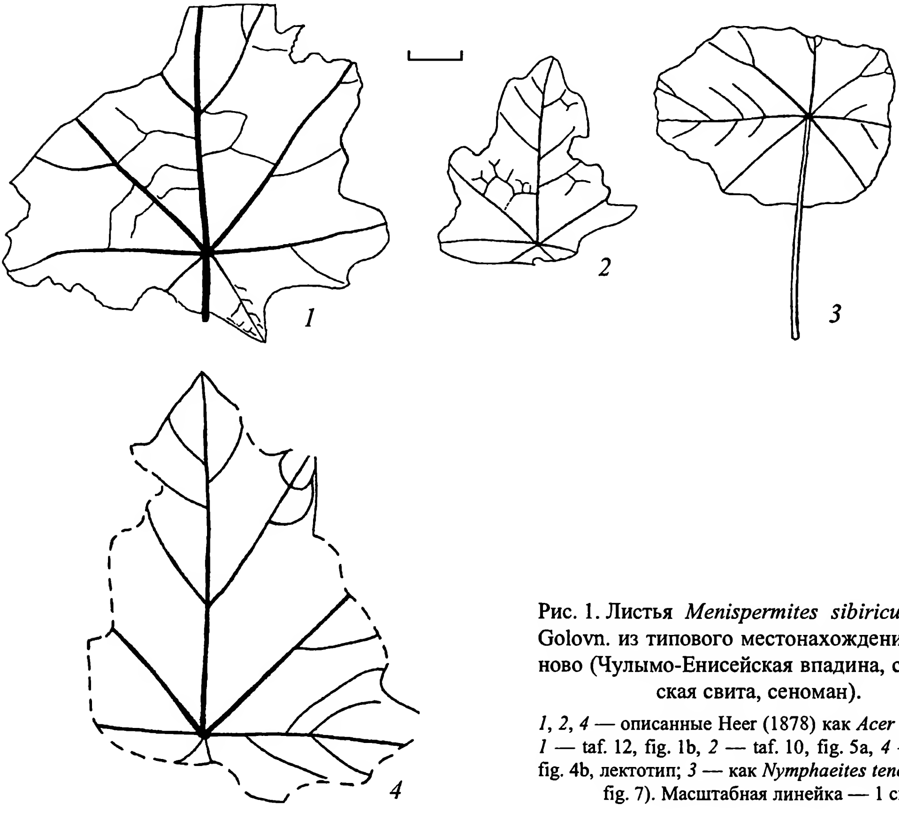


Рис. 1. Листья *Menispermites sibiricus* (Heer) Golovn. из типового местонахождения Симоново (Чулымо-Енисейская впадина, симоновская свита, сеноман).

1, 2, 4 — описанные Heer (1878) как *Acer sibiricum*: *1* — taf. 12, fig. 1b, *2* — taf. 10, fig. 5a, *4* — taf. 10, fig. 4b, лектотип; *3* — как *Nymphaeites tener* (taf. 13, fig. 7). Масштабная линейка — 1 см.

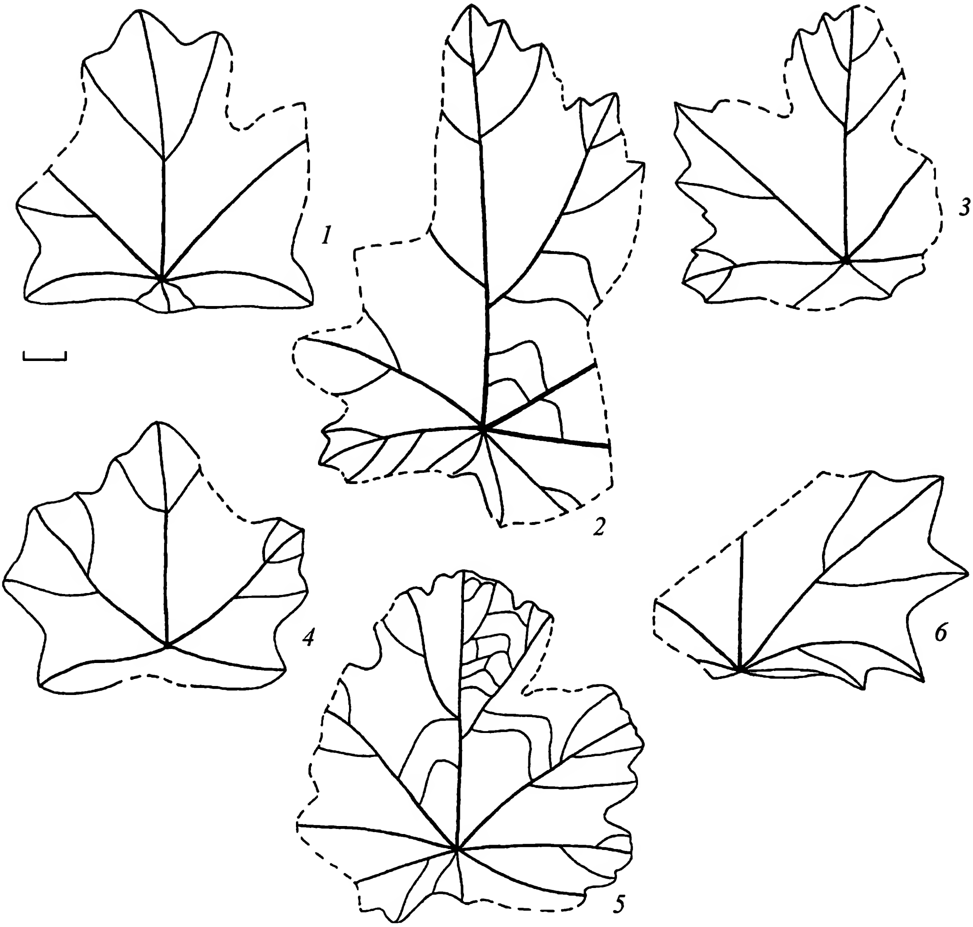


Рис. 2. *Menispermites sibiricus* (Heer) Golovn.

1, *3—6* — Чулымо-Енисейская впадина, симоновская свита, сеноман-турон, кол. ТНГУ (*3* — голотип *M. simonovskiensis*, *4* — голотип *M. tschulimensis* I. Lebed.); *2* — Лено-Вилюйская впадина, тимердяхская свита, сеноман, кол. ГИН 3373. Масштабная линейка — 1 см.

253, 263, 417; collection of the Tomsk Polytechnical Institute N 29, Kem river, specimen 2. Lena-Vilui depression, lower part of the Timerdyakh Fm, Cenomanian, collection of Geological Institute RAS (Moscow) N 3373, Tyung river, site 421, specimens 3—6, 53.

Revised diagnosis. Leaves simple, rounded or broadly ovate in outline, usually broader than long, 3—7 lobate, with peltate-rounded, cordate or truncate base and broadly triangular obtuse apex. Breadth 7—20 cm, length 6—18 cm. Lobes radially divergent, decreasing downwards, with additional secondary lobes or lobe-like teeth, which are rounded or triangular with obtuse apex in shape. Sinuses between lobes rounded. Margin entire or irregularly coarsely dentate, varying in different leaves. Venation palmate with 5(7) straight basal veins, which have several lateral branches on each side in the distal part. Veins ending in the teeth or lobes are craspedodrome, other ones form loops near the margin. Peltate base is innervated by 2—5 thin veins running from the beginning of basal veins. The curved tertiary veins form an alternating series of meshes at right-angles to the radially arranged basal veins.

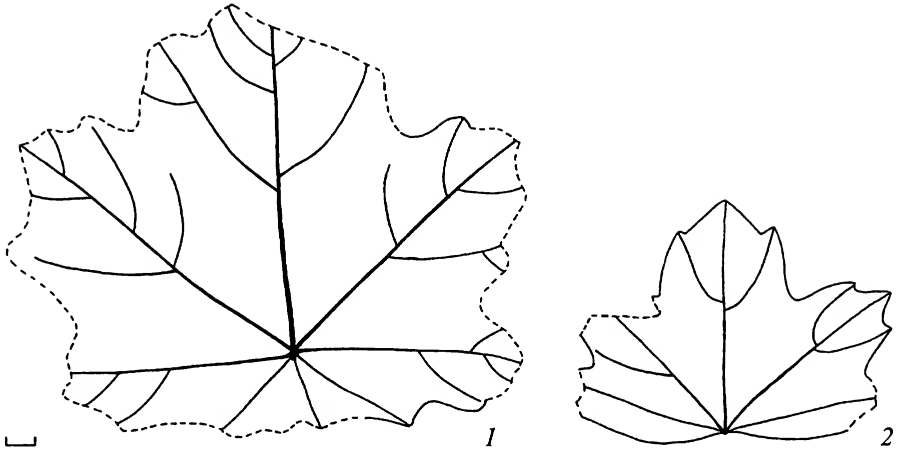


Рис. 3. Листья *Menispermites sibiricus* (Heer) Golovn.

1, *2* — Лено-Вилюйская впадина, тимердяхская свита, сеноман, кол. ГИН 3373: *1* — крупный пятилопастной лист со щитком, *2* — трехлопастной безщитковый лист. Масштабная линейка — 1 см.

Лектотип. Образец, изображенный Heer (1878), табл. 10, фиг. 4b. Место хранения неизвестно (рис. 1, *4*).

Материал. Чулымо-Енисейская впадина, симоновская свита, сеноман-турон: кол. Тюменского Нефтегазового университета, Симоново, обр. 4, 55, 252, 253, 263, 417; кол. Томского политехнического института № 29, р. Кемь, обр. 2. Лено-Вилюйская впадина, нижняя часть тимердяхской свиты, сеноман: кол. Геологического института РАН (Москва) № 3373, р. Тюнг, т. 421, обр. 3—6, 53.

Описание. Листья простые, в очертании округлые или яйцевидно-округлые, крупные, средние и мелкие, до 6—18 см дл. и 7—20 см шир., 3—7-лопастные (обычно 5-лопастные), пельтатные, реже безщитковые. Лопасти радиально расходящиеся. Наиболее развита верхняя лопасть, которая обычно имеет небольшие вторичные лопасти при окончании нижних боковых жилок. Длина нижележащих лопастей последовательно уменьшается. Величина мелких нижних лопастей может быть сравнима с величиной крупных зубцов в верхней части листа. Выемки между лопастями закругленные, их глубина достигает 1/5—1/3 диаметра листовой пластинки. Край цельный или крупнозубчатый. Зубцы крупные, редкие, закругленные, тупые или треугольные, с притупленной верхушкой, 0.3—1 см выс., с закругленными синусами. Щиток 0.5—2 см выс., с неровным бахромчатым или лопастным краем. Жилкование пальчатое, краспедодромное. Наиболее характерны крупные пятилопастные листья. У них от места прикрепления черешка отходит 5 мощных прямых базальных жилок до 1.7 мм толщ., которые оканчиваются в вершинах лопастей. 3 верхние жилки развиты несколько сильнее нижних. Они имеют по 3—4 пары ответвлений, иннервирующих лопасти и оканчивающихся в зубцах. Вторая пара базальных жилок имеет преимущественно базископические ответвления. Самые развитые ответвления базальных жилок могут заканчиваться в небольших лопастях второго порядка, также имеющих зубцы. Верхняя пара базальных жилок располагается под углом около 45° к средней, а вторая пара — под углом около 90°. В результате жилки второй пары часто оказываются на одной прямой линии. У некоторых листьев имеется третья пара базальных жилок. Эти жилки отходят под углом около 30—40° ко второй паре базальных жилок в нижнюю часть листа и примерно в 2 раза короче и тоньше остальных базальных жилок. Они могут образовывать небольшие самостоятельные лопасти или иннервировать щиток. Кроме этого щиток иннервируется 1—3 тонкими жилками, также отходящими от места прикрепления черешка. Реже представлены листья, у которых нижняя вторая пара базальных жилок развита значительно слабее верхних. Обычно она заканчивается не в лопастях, а в лопастевидных зубцах. Некоторые из них могут не иметь щитка. Третичное жилкование между базальными жилками в виде изогнутых и ветвящихся лестничных анастомозов. Вдоль края крупных зубцов и лопастей мелкие жилки соединяются петлевидно.

Сравнение. От типового вида *Menispermites obtusilobus* вид *M. sibiricus* отличается преобладанием 5-лопастных пельтатных листьев, наличием крупных зубцов наряду с лопастями и пятью мощными базальными жилками, нижние из которых находятся почти на одной прямой линии. Для *M. obtusilobus* характерны трехлопастные или нелопастные листья, очень маленький щиток или его отсутствие и цельный или волнистый край.

Кроме *M. sibiricus* из Симоново было описано еще 2 вида этого рода: *M. simonovskiensis* I. Lebed. (Лебедев, 1962, табл. 65, фиг. 2) и *M. tschulimensis* I. Lebed. (Лебедев, 1962, табл. 49, фиг. 5), оба по единственному экземпляру. Первый вид, по мнению Лебедева, отличается от *M. sibiricus* острыми верхушками зубцов, а второй небольшим щитком и усеченным основанием. По нашему мнению, эти отличия являются несущественными и входят в размах изменчивости *M. sibiricus*. Как треугольные, так и закругленные зубцы часто можно наблюдать на одном экземпляре листа *M. sibiricus*. При этом сама верхушка зубцов всегда бывает притупленной как у треугольных, так и округлых зубцов и лопастей. Небольшой щиток и усеченная вследствие этого форма основания также не могут рассматриваться в качестве видовых отличий, поскольку для *M. sibiricus* характерны как пельтатные, так и безщитковые листья и переходные формы с небольшим щитком. На наличие безщитковых форм у *M. sibiricus* указывает сам Лебедев. Таким образом, оба этих видовых названия рассматриваются нами в качестве синонимов *M. sibiricus*.

Типовой материал *M. kryshtofovichii* из верхнеальбских отложений Кульденен-Темира (Вахрамеев, 1952) представляет собой несколько отпечатков нижних половинок листа с пятью мощными базальными жилками и хорошо развитыми щитками. Только на отпечатке голотипа имеются основания лопастей, верхние части листьев у всех экземпляров не сохранились. Изображения более полных экземпляров *M. kryshtofovichii* из Средней Азии были опубликованы П. В. Шилиным (1986). В туронской флоре Канказгана им были найдены пельтатные 5-лопастные листья, у которых лопасти осложнены лопастями второго порядка или крупными лопастевидными зубцами. Эти остатки по морфологии не отличаются от листьев *M. sibiricus*, и, таким образом, *M. kryshtofovichii* должен рассматриваться как синоним *M. sibiricus*. Из тех же отложений Канказгана Шилин описал очень близкий по морфологии вид *M. syrdariensis* Shilin (Шилин, 1986; табл. 9, фиг. 3, табл. 10, фиг. 4), который, по его мнению, отличается от *M. kryshtofovichii* невысоким щитком без лопастей и расположением второй пары базальных жилок не на одной линии, а немного вниз. Эти отличия очень незначительны, и подобные морфотипы встречаются и в Симоново среди листьев *M. sibiricus*, поэтому вид *M. syrdariensis* следует рассматривать как синоним *M. sibiricus*. Среди симоновских *M. sibiricus* встречаются и безщитковые листья, которых пока не имеется среди немногочисленных находок из Средней Азии.

К *M. sibiricus* должны быть также отнесены листья из валижгенской свиты Северо-Западной Камчатки, описанные как *M. kryshtofovichii* (пельтатные) и как *M. septentrionalis* Hollick (безщитковые) (Герман, Лебедев, 1991), поскольку они ничем не отличаются от листьев *M. sibiricus* из других местонахождений. Вид *M. sibiricus* Герман рассматривал как синоним *M. kryshtofovichii*, поскольку считал это название, вслед за Жилиным, невалидным. Однако он считал возможным включать в этот вид только пельтатные листья, а безщитковые отнес к американскому виду *M. septentrionalis* Hollick, описанному из меловых отложений Аляски (Hollick, 1930). Что касается последнего вида, нужно отметить, что все листья, описанные Hollick под названием *M. septentrionalis*, лишены верхней части и края, поэтому достоверно сравнивать их с листьями других видов невозможно. Этот вид вполне может быть конспецифичен *M. reniformis* J. Daws. из тех же отложений, листья которого имеют сердцевидную форму и характеризуются отсутствием щитка и лопастей (Hollick, 1930). Наверное, вследствие своей диагностической неопределенности, название *M. septentrionalis* довольно широко использовалось в русской палеоботанической литературе для фрагментарных остатков *Menispermites* из разных местонахождений (Жилин, 1974).

Нужно отметить, что название *Acer sibiricum* Heer является базионимом еще для одной комбинации — *Protoacerophyllum sibiricum* (Heer) Iljinskaja (Ильинская, 1974). При этом И. А. Ильинская ссылалась не на оригинальный материал, а на весьма неточный рисунок листа, приведенный в работе Heer (1878). В действительности, листья из Симоново соответствуют диагнозу рода *Menispermites*, а не *Protoacerophyllum*. Род *Protoacerophyllum* Romanova описан из палеоценовых отложений Киин-Кериша в Казахстане (Романова, 1960). Он отличается от рода *Menispermites* частыми острыми зубцами и большим количеством вторичных жилок. Предположительно, он связывается с платановыми.

Таким образом, вид *M. sibiricus* характеризуется широким распространением на территории Северной Азии на протяжении сеномана и турона и известен из следующих местонахождений: 1) Чулымо-Енисейская впадина, симоновская свита, чулымский (сеноман) и касский (турон) флористические комплексы (Головнёва, 2002, 2005); 2) Казахстан, Кульденен-Темир, алтыкудукская свита, сеноман (Вахрамеев, 1952); 3) Казахстан, Канказган, жиркиндекская свита, турон (Шилин, 1986); 4) Лено-Вилюйская впадина, босхинский флористический комплекс, сеноман (Головнева, 2005); 5) Северо-Западная Камчатка, мыс Конгломератовый, валижгенская свита, турон-коньяк (Герман, Лебедев, 1991).

Остальные виды *Menispermites*, описанные с территории Северной Азии, имеют ограниченное географическое и стратиграфическое распространение. Из отложений тимердяхской свиты Лено-Вилюйской впадины были описаны *M. ribesifolius* Budants., *M. stellatus* Budants. и *M. nelumboides* Budants. (Буданцев, 1968). Принадлежность к этому роду последнего вида сомнительна. Он описан по одному неполному отпечатку, и строение жилкования около края позволяет предполагать, что этот отпечаток может быть щитком какого-либо листа платанового. Виды *M. ribesifolius* и *M. stellatus* представлены единичными экземплярами. Не исключено, что оба представляют собой очень мелкие, немного уклоняющиеся по морфологии варианты вида *M. sibiricus*, который встречается в тех же отложениях. Однако пока мы считаем преждевременным рассматривать эти виды как синонимы *M. sibiricus*.

Несколько видов рода *Menispermites* отмечено для позднеальб-сеноманских флор Северо-Востока. Из отложений кривореченской свиты (гребенкинская флора) было описано 2 новых вида: *Menispermites marcovoensis* Philipp. и *M. vasetskii* Philipp. (Филиппова, 1978; Филиппова, Абрамова, 1993). Первый вид характеризуется вееровидной формой листьев, многочисленными первичными жилками (7—11), дихотомирующими около края, и равномерными округлыми зубцами. Второй вид характеризуется округлой формой листьев с меньшим числом первичных жилок и более вытянутыми округло-треугольными зубцами.

Из гребенкинской флоры происходят округло-яйцевидные листья с сердцевидным основанием, цельные или с тремя небольшими лопастями в верхней части пластинки и выемчато-мелкозубчатым краем. Впервые они были изображены А. Н. Криштофовичем (1958, рис. 19) под названием *Populus minuta* Krysht. Г. Г. Филиппова описала сходные листья под названием *M. septentrionalis* (Филиппова, Абрамова, 1993, табл. 31, фиг. 1—3). Позднее крупные листья этого типа изображались под названием *M. septentrionalis*, а мелкие — под названием *M. minuta* (Krysht.) Shczep., Herman et Belaya comb. nov. (Щепетов и др., 1992). Как уже отмечалось, тип *M. septentrionalis* из меловой флоры Аляски представляет собой только фрагмент основания листа, и о характере его края и лопастей судить невозможно. Поэтому принадлежность гребенкинских образцов к аляскинскому виду не может быть никак аргументирована. Комбинация *M. minuta* (Krysht.) Shczep., Herman et Belaya является незаконной, поскольку авторы не дали прямой ссылки на конкретный образец или его изображение. У листьев этого типа зубцы частые, острые и мелкие, что не характерно для рода *Menispermites*. Поэтому вопрос об отнесении их к роду *Menispermites* нуждается в дополнительном изучении. В целом для гребенкинской флоры Северо-Востока характерны безщитковые и нелопастные формы *Menispermites*.

Находки *Menispermites* упоминаются также для арманской флоры Северо-Востока сеноманского возраста (Филиппова, Абрамова, 1993), но все они фрагментарны, и судить об их видовой принадлежности невозможно.

Вид *M. sachalinensis* Krysht. происходит из жонкьерской флоры Сахалина (кампан) (Криштофович, Байковская, 1960; Красилов, 1979) и характеризуется небольшим щитком и волнистым краем со слабо выраженными лопастями. Все описанные экземпляры плохой сохранности. Вахрамеев (1966) отмечает этот вид также в бошняковской флоре Сахалина датского возраста, однако Красилов описывает из этих отложений новый вид — *M. favosus* Krassilov (Красилов, 1979, табл. 31, фиг. 1). Последний вид характеризуется округлой формой листа, отсутствием лопастей, брохидодромным жилкованием в нижней части пластинки и наличием железок. Щиток практически отсутствует. Этот вид имеет некоторое сходство с аляскинскими *M. reniformis*. Но в целом оба сахалинских вида описаны по очень небольшому числу образцов и нуждаются в дополнительном изучении.

Еще один вид рода *Menispermites* — *M. katiae* Krassilov — описан из датских отложений юрьевской толщи Малой Курильской гряды (Красилов и др., 1988). Он ха-

Распространение рода *Menispermites* в меловых флорах Северной Азии

Возраст	Регионы				
	Казахстан	Зап. Сибирь	Вост. Сибирь	Северо-Восток	Сахалин
Даний					*M. favosus*
Маастрихт					
Кампан					*M. sachalinensis*
Сантон					
Коньяк			*M. sibiricus* *M. ribesifolius* *M. stellatus*	*M. sibiricus*	
Турон	*M. sibiricus*	*M. sibiricus*			
Сеноман				*M. marcovoensis* *M. vasetskii*	
Альб					

рактеризуется очень мелкими цельными нелопастными листьями около 1.5 см дл., пальчато-перистым брохидодромным жилкованием и пильчато-городчатым краем. По своей морфологии эти листья значительно отличаются от диагноза рода *Menispermites* и больше похожи на листья *Trochodendroides* по таким признакам, как отсутствие лопастности, пальчато-перистое брохидодромное жилкование и пильчато-городчатый край. Исследованная кутикула *Menispermites katiae* также очень похожа на кутикулу рода *Trochodendroides*. Поэтому этот вид должен быть исключен из состава рода *Menispermites*.

Обобщенные данные о распространении рода *Menispermites* в Северной Азии приведены в таблице.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-49522).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буданцев Л. Ю. Позднемеловая флора Вилюйской впадины // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 1. С. 3—16.

Вахрамеев В. А. Стратиграфия и ископаемая флора меловых отложений Западного Казахстана // Региональная стратиграфия СССР. М., 1952. Т. 1. 385 с.

Вахрамеев В. А. Позднемеловые флоры Тихоокеанского побережья СССР, особенности их состава и стратиграфическое положение // Изв. АН СССР. Сер. Геол. 1966. № 3. С. 76—87.

Герман А. Б., Лебедев Е. Л. Стратиграфия и флора меловых отложений Северо-Западной Камчатки. М., 1991. 161 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 468).

Головнёва Л. Б. Систематический состав и местонахождения чулымской флоры (поздний мел Западной Сибири) // Сб. памяти чл.-корр. АН СССР, проф. В. А. Вахрамеева. М., 2002. С. 167—168.

Головнёва Л. Б. Фитостратиграфия и эволюция альб-кампанской флоры на территории Сибири // Меловая система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Сб. статей Второго Всерос. совещ. СПб., 2005. С. 177—197.

Жилин С. Г. Menispermites Lesq. // Ископаемые цветковые растения СССР. Л., 1974. С. 97—102.

Ильинская И. А. Protoacerophyllum Romanova // Ископаемые цветковые растения СССР. Л., 1974. Т. 1. С. 150—152.

Красилов В. А. Меловая флора Сахалина. М., 1979. 181 с.

Красилов В. А., Блохина Н. И., Маркевич В. С., Серова М. Я. Мел-палеоген Малой Курильской гряды (новые данные по палеонтологии и геологической истории). Владивосток, 1988. 140 с.

Криштофович А. Н. Меловая флора бассейна р. Анадырь // Тр. Бот. ин-та АН СССР. 1958. Сер. 8. Вып. 3. С. 8—10.

Криштофович А. Н., Байковская Т. Н. Меловая флора Сахалина. Л., 1960. 122 с.

Лебедев И. В. Касский комплекс // Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири. М., 1955. С. 196—210.

Лебедев И. В. Верхнемеловые растения // Биостратиграфия мезозойских и третичных отложений Западной Сибири. Новосибирск, 1962. С. 237—282. (Тр. СНИИГГиМС. Вып. 22).

Лопатин Н. А. О геологических исследованиях по р. Чулым // Изв. Русск. геогр. об-ва. 1876. Т. 12. Вып. 1. С. 13—21.

Романова Э. В. Новый род покрытосеменных из верхнемеловых отложений Зайсанской впадины // Вестн. АН КазССР. 1960. № 8. С. 187—192.

Филиппова Г. Г. Новые меловые покрытосеменные из бассейна р. Анадырь // Палеонтол. журн. 1978. № 1. С. 138—144.

Филиппова Г. Г., Абрамова Л. Н. Позднемеловая флора Северо-Востока России. М., 1993. 348 с.

Щепетов С. В., Герман А. Б., Белая Б. В. Среднемеловая флора правобережья р. Анадырь (стратиграфическое положение, систематический состав, атлас ископаемых растений). Магадан, 1992. 83 с.

Шилин П. В. Позднемеловые флоры Казахстана: систематический состав, история развития, стратиграфическое значение. Алма-Ата, 1986. 200 с.

Heer O. Beiträge zur Fossilen Flora Sibiriens und des Amurlandes // Mem. Acad. Imper. Sci. St. Petersbourg. 1878. T. 25. Ser. 6. P. 1—58. (Flora fossilis arctica. 1878. Bd 5).

Hollick A. The Upper Cretaceous floras of Alaska // U. S. Geol. Survey Prof. Paper. 1930. Vol. 159. P. 1—119.

Knowlton F. H. Catalogue of Mesozoic and Cenozoic plants of North America // Bull. U. S. Geol. Surv. 1919. Vol. 696. P. 1—815.

Krassilov V. A., Golovneva L. B. A minute mid-Cretaceous flower from Siberia and implications for the problem of basal angiosperms // Geodiversitas. 2004. Vol. 26. N 1. P. 5—15.

Krassilov V. A., Shilin P. V., Vachrameev V. A. Cretaceous flowers from Kazakhstan // Rev. Palaeobot. Palynol. 1983. Vol. 40. P. 91—113.

Lesquereux L. Contributions to the fossil flora of the Western Territories. Part I. Cretaceous flora // U. S. Geol. and Geograph. Survey of the Territories. 1874. Report 6. P. 1—136.

Vachrameev V. A., Krassilov V. A. Reproductive organs of angiosperms from the Albian of Kazakhstan // Palaeontol. J. 1979. N 1. P. 121—128.

SUMMARY

The genus *Menispermites* includes lobed, usually peltate leaves with palmate craspedodrome venation. They are especially characteristic for the Albian-Cenomanian floras of the Siberian-Canadian paleofloristic realm. The paper presents the taxonomical revision of *Menispermites* species from the Late Cretaceous floras of the Northern Asia and analysis of their stratigraphic and geographic distribution. Now the genus *Menispermites* represents a combined group consisting of rather different morphotypes. We adhere to the original treatment of the genus, given by L. Lesquereux (1874). Leaves of *Menispermites* resemble very much leaves of the modern genus *Menispermum*, but similar morphotypes occur in the families *Nymphaeaceae* and *Piperaceae.* Therefore the most paleobotanists consider *Menispermites* as the genus *incertae sedis* and do not assign it to the family *Menispermaceae.* Recently minute actinomorphic pistillate flowers *Callicrypta chlamydea* Krassilov et Golovn. were described from the Cenomanian deposits of the Lena-Vilyui depression, showing a great similarity with *Menispermaceae.* These findings confirm the presence of ancient ranunculids in the Cenomanian of Northern Asia, but there are no direct evidences of association of these flowers with *Menispermites* leaves, although both remains were found in the same locality.

First records of *Menispermites* in the Northern Asia were found by N. A. Lopatin in the locality Simonovo at the Chulym River in the southeastern Western Siberia. O. Heer (1878) described them as *Acer sibiricum* Heer. Later I. B. Lebedev (1955) created the new combination *Menispermites sibiricus* (Heer) I. Lebedev. Due to incorrect reference to the basionym, his combination was not valid and name *Menispermites sibiricus* was forgetten.

New investigations of *Menispermites* leaves from Simonovo and other localities of the Northern Asia allow recreating combination *M. sibiricus*, studying variability of these species and giving its emended diagnosis. The names *Acer sibiricum* Heer, *Menispermites sibiricus* (Heer) I. Lebed., *M. kryshtofovichii* Vachr., *M. simonovskiensis* I. Lebed., *M. tschulimensis* I. Lebed., *M. syrdariensis* Shilin, *M. septentrionalis* auct. non. Hollick, *Protoacerophyllum sibiricum* (Heer) Iljinskaja, *Nymphaeites tener* Heer are considered as synonyms of *M. sibiricus* (Heer) Golovn.

This species was distributed in the late Albian-Turonian time in following localities: 1) Chulym-Enisei depression, Simonovo Fm; 2) Kazakhstan, Kuldenen-Temir, Altykuduk Fm; 3) Kazakhstan, Kankazkan, Zhirkindek Fm; 4) Lena-Vilyui depression, Timerdyakh Fm; 5) Kamchatka, Konglomeratovyi cape, Valizhgen Fm.

Other species of *Menispermites* have restricted stratigraphic and geographic distribution in the Northern Asia. These are *M. ribesifolius* Budants. and *M. stellatus* Budants. from the Turonian deposits of the Timerdyakh Fm of the Lena-Vilyui depression; *M. marcovoensis* Philipp. and *M. vasetskii* Philipp. from the late Albian-early Turonian deposits of the Krivorechenskaya Fm, North East of Russia; *M. sachalinensis* Krysht. from the Campanian deposits of the Zhonk'er Fm of Sakhalin Island and *M. favosus* Krassilov from the Danian deposits of the Boshnyakovo Fm of Sakhalin Island.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.29

© Л. Г. Бязров

ЛИШАЙНИК *LECANORA FORMOSA* (*LECANORACEAE*) ОБНАРУЖЕН В МОНГОЛИИ

L. G. BIAZROV. THE LICHEN *LECANORA FORMOSA* (*LECANORACEAE*) IS FOUND IN MONGOLIA

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
125319 Москва, Ленинский пр., 33
E-mail: biazrov@sevin.ru
Поступила 02.02.2006

Приведены сведения о нахождении лишайника *Lecanora formosa* в Монголии.
Ключевые слова: лишайники, *Lecanora formosa*, Монголия.

В 1970—1980-х годах автору в составе Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР удалось собрать на территории Монголии, главным образом в Хангайском нагорье, довольно большую коллекцию лишайников (около 30 000 образцов). Ее обработка позволила выявить несколько сот новых для лихенобиоты Хангая и Монголии видов (Бязров и др., 1989; Ахти, Бязров, 2001; Бязров, 2001, 2002; Бязров, Витикайнен, 2001; Бязров, Журбенко, 2004). Ныне состав лихенобиоты Монголии включает 980 видов (Бязров, 2005), в том числе недавно идентифицированный мною вид *Lecanora formosa* (Bagl. et Carestia) Knoph et Leuckert (=*Lecidella bullata* Körb., =*Lecidea karelica* Vain.). Это новый для лихенобиоты Монголии вид.

Слоевища этого эпилитного коркового лишайника были собраны в горах Хангая, в Дзабханском аймаке, западнее селения Сонгино, на плоской вершине сопки южнее дороги из Ундэр-Хангая в Сонгино (примерно 48°55′ с. ш. и 95°40′ в. д.), на высоте около 2100 м над ур. м., в сообществе петрофитной типчаково-разнотравной степи, на выходах горной породы, № 4622, 11.07.1973 г. На почве заметны были талломы *Xanthoparmelia camtschadalis* (Ach.) Hale, *Toninia tristis* ssp. *asiaecentralis* (H. Magn.) Timdal, виды рода *Cladonia*. Выходы горных пород почти сплошь были покрыты слоевищами лишайников *Dimelaena oreina* (Ach.) Norm., *Aspicilia cinerea* (L.) Körb., *Cryptothele rhodosticta* (Tayl.) Henssen, *Diploschistes actinostomus* (Pers.) Zahlbr., *Lasallia pertusa* (Rassad.) Llano, *Lecidea tesselata* Flörke., *Pleopsidium flavum* (Bellard) Körb., *Tremolecia atrata* (Ach.) Hertel, *Xanthoparmelia conspersa* (Ach.) Hale, *Xanthoria elegans* (Link.) Th. и др.

Эпилитное слоевище *L. formosa* хорошо развитое, около 4 см в диам., пузырчатоареолированное, серовато-кремовое, без цефалодий, без изидий и соредий, с тонким беловатым подслоевищем. Апотеции 2 мм в диам., с суженным основанием, черные, с серовато-голубоватым налетом, выпуклые. Споры эллипсоидные до узкоэллипсоидных, 8—12 × 4—7 мкм. Таллом K+, P+ желтеет C–.

Нахождение *L. formosa* в Монголии представляет определенный биогеографический интерес, поскольку это наиболее удаленная от океанов точка ареала вида. Литературные источники и сведения, размещенные в Интернете (http://www.biologie.uni-hamburg.de/checklists/), показывают, что в Евразии этот вид встречается в Великобритании (Интернет), Австрии (Hafellner, Türk, 2001), Италии, Чехии (Интернет), Франции, Словакии, Греции (М. П. Андреев — *личное сообщение*), Польше (Faltynowicz, 1993), на архипелаге Шпицберген (Elvebakk, Hertel, 1996), Скандинавском п-ове (Santesson, 1993; Vitikainen et al., 1997), в Карелии (Фадеева и др., 1997), на Кольском п-ове (Жданов, 2004), в Российском секторе Арктики — архипелаг Земля Франца-Иосифа, Яно-Колымский р-н, Берингийская Чукотка (Andreev et al., 1996), в Гималаях (Hertel, 1977), в Японии (Kurokawa, 2003). Известно о местонахождении вида у западного берега Африки на Канарских островах (Интернет). В Новом Свете представителей вида находили в Гренландии, в США — на Аляске (Thomson, 1997), в Скалистых горах в штате Колорадо (Bennett, Wetmore, 2005), в пустыне Сонора в штате Аризона (Nash, Ryan, 1998). М. П. Андреев (*личное сообщение*) располагает данными о присутствии вида в Субантарктике (в доступных автору заметки источниках *L. formosa* для этого региона не указывается).

Сопоставление приведенных местонахождений *L. formosa* с картой наземных экорегионов мира (Olson et al., 2001; Бязров, Криволуцкий, 2003) показывает, что представители вида были встречены в Палеарктической (PA) биогеографической области (биомы 05. Умеренные хвойные леса; 06. Бореальные леса/Тайга; 08. Умеренные злаковники, саванны и кустарниковые сообщества; 10. Горные луга и саванны; 11. Тундры; 12. Средиземноморские леса, редколесья и кустарники), в Неоарктической (NA) области (биомы 08. Умеренные злаковники, саванны и кустарниковые сообщества; 11. Тундры; 13. Пустынные и ксерофильные кустарниковые сообщества), в (?) Антарктической (AN) области (биом 11. Тундры)? Местонахождение в Монголии относится к биому 08, экорегион PA0816 — Селенгинско-Орхонская лесостепь. Формула ареала этого вида по биомам суши **PA**05;06;08;10;11;12; **NA**08;11;13; **AN**11? Можно сделать вывод, что этот вид до сих пор чаще встречали в хорошо инсолируемых местообитаниях высоких и умеренных широт.

Данные о распространении *L. formosa* в Азии дают основания предполагать, что этот вид обитает и в других регионах этой части света. Наверняка его в будущем обнаружат в горах на юге Сибири, в горах Китая. В публикации о нахождении *Bryonora castanea* (Hepp) Poelt в Монголии (Бязров, Пийн, 1987) содержалось аналогичное предположение, которое позднее подтвердили сообщения о наличии *B. castanea* в Саянах (Седельникова, 1997) и в Бурятии (Урбанавичене, 1998).

Образец *L. formosa* из Монголии передан для хранения в гербарий лишайников Ботанического института РАН (LE).

Благодарности

Работа выполнена по плану НИР Лаборатории биоиндикации ИПЭЭ им. А. Н. Северцова РАН. Благодарю М. П. Андреева (БИН РАН) за ценную информацию о распространении *L. formosa*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ахти Т., Бязров Л. Г. Новые находки лишайников рода *Cladonia* (лихенизированные *Ascomycetes*, *Lecanorales*) на территории Хангайского нагорья (Монголия) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106. Вып. 6. С. 71—73.

Бязров Л. Г. Новые виды лишайников для Хангайского нагорья (Монголия) // Новости систематики низших растений. СПб., 2001. Т. 35. С. 120—124.

Бязров Л. Г. Видовой состав лихенобиоты Монголии // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Матер. I Междунар. науч.-практич. конф. (26—28 ноября 2002 г., Барнаул). Барнаул, 2002. С. 6—31.

Бязров Л. Г. Видовой состав лихенобиоты Монголии. Версия 2 // http://www.sevin.ru/laboratories/biazrov.html; 2005.

Бязров Л. Г., Витикайнен О. Новые для Хангайского нагорья (Монголия) виды лишайников рода *Peltigera* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106. Вып. 6. С. 73—74.

Бязров Л. Г., Ганболд Э., Губанов И. А., Улзийхутаг Н. Флора Хангая. Л., 1989. 191 с.

Бязров Л. Г., Журбенко М. П. Новые и редкие виды лишайников с Хангайского нагорья (Монголия) // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 4. С. 663—667.

Бязров Л. Г., Криволуцкий Д. А. Электронная карта экорегионов суши. Ecoregions. World Wildlife Funds. 2001. www.wordlife.org/ecoregions/ecoregions.map.htm // Вестн. МГУ. Сер. 5. География. 2003. № 2. С. 82—84.

Бязров Л. Г., Пийн Т. Х. Дополнения к флоре лишайников Хангая. II. *Bryonora* — новый род в лихенофлоре Монголии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92. Вып. 1. С. 128—129.

Жданов И. С. Аннотированный список лишайников Кандалакшских гор (Мурманская область) // Новости систематики низших растений. СПб., 2004. Т. 37. С. 210—227.

Седельникова Н. В. Систематический список лишайников Восточного Саяна // Новости систематики низших растений. СПб., 1997. Т. 31. С. 144—151.

Урбанавичене И. Н. Аннотированный список лишайников Байкальского заповедника // Новости систематики низших растений. СПб., 1998. Т. 32. С. 110—127.

Фадеева М. А., Голубкова Н. С., Витикайнен О., Ахти Т. Предварительный список лишайников Карелии и обитающих на них грибов. Петрозаводск, 1997. 100 с.

Andreev M., Kotlov Y., Makarova I. Checklist of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic // Bryologist. 1996. Vol. 99. N 2. P. 137—169.

Bennett J., Wetmore C. NPLICHEN — a database of lichens in the U. S. National Parks // www.ies.wisc.edu/nplichen; 2005.

Elvebakk A., Hertel H. A catalogue of Svalbard plants, fungi, algae and cyanobacteria. Part 6. Lichens // Norsk Polarinstitut Skrifter. 1996. Vol. 198. P. 271—359.

Faltynowicz W. A checklist of Polish lichen forming and lichenicolous fungi including parasitic and saprophytic fungi occurring on lichens // Polish Botanical Studies. 1993. Vol. 6. P. 1—65.

Hafellner J., Türk R. Die lichenisierten Pilze Österreichs — eine Checkliste der bisher nachgewiesenen Arten mit verbreitungsangaben // Stapfia. 2001. Bd 76. S. 3—167.

Hertel H. Gesteinsbewohnende Arten der Sammelgattung *Lecidea* (*Lichenes*) aus Zentral-, Ost- und Südasien // Khumbu Himal, Ergebnisse des Forschungsunternehmens Nepal Himalaya. 1977. Bd 6. S. 145—378.

Kurokawa S. (ed.). Checklist of Japanese lichens. Tokyo: Nat. Sci. Mus. 2003. 128 p.

Nash T. H., Ryan B. D. Catalog of the lichens and lichenicolous fungi of Arizona // ces.asu.edu/ASULichens/sonoran/checklist_arizona.html; 1998.

Olson D. M., Dinerstein E., Wikramanayake E. D. et al. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth // BioScience. 2001. Vol. 51. N 11. P. 933—938.

Santesson R. The lichens and lichenicolous fungi of Sweden and Norway. Lund: SBT-forlaget. 1993. 240 p.

Thomson J. W. American arctic lichens. 2. The microlichens. Madison: The University of Wisconsin Press. 1997. 675 p.

Vitikainen O., Ahti T., Kuusinen M., Lommi S., Ulvinen T. Checklist of lichens and alied fungi of Finland // Norrlinia. 1997. Vol. 6. P. 1—123.

SUMMARY

Lecanora formosa is reported as a new species to the territory of Mongolia from one locality in the Khangai Upland. This location is the point of the species range most remote from the oceans.

УДК 582.29 (571.54) Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 11

© Т. М. Харпухаева,[1] Г. П. Урбанавичюс[2]

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ ЛИШАЙНИКОВ ДЛЯ РЕСПУБЛИКИ БУРЯТИЯ (ДЖЕРГИНСКИЙ ЗАПОВЕДНИК)

T. M. KHARPUKHAEVA, G. P. URBANAVICHUS. NEW AND RARE LICHEN SPECIES FROM REPUBLIC OF BURYATIA (DZHERGINSKII NATURE RESERVE)

[1] Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН,
Государственный природный заповедник «Джергинский»
Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6
E-mail: kharpukh@biol.bsc.buryatia.ru
[2] Полярно-альпийский ботанический сад-институт КНЦ РАН
184230 Кировск-6, Мурманская обл.
E-mail: urban@aprec.ru

Поступила 03.10.2005

Приводятся данные о 25 видах лишайников из Республики Бурятия (Джергинский заповедник), из которых 3 впервые указываются для Сибири, 2 — для Южной Сибири, 16 — для Республики Бурятия. Обсуждаются особенности географического распространения видов.

Ключевые слова: лишайники, первые находки, редкие виды, Сибирь, Республика Бурятия, Джергинский заповедник.

Джергинский заповедник расположен в верховьях р. Баргузин, на стыке Баргузинского, Икатского и Южно-Муйского хребтов. Максимальные высоты (2200—2300 м над ур. м.) располагаются на стыке Икатского и Южно-Муйского хребтов, где берут начало реки Баргузин, Ципа, Котера. Климат здесь резко континентальный с большими годовыми и суточными колебаниями температуры воздуха, обусловленный положением в центре Азиатского континента и характером подстилающей поверхности (широкое распространение многолетней мерзлоты). Особенности формирования климата Баргузинской котловины в значительной степени определяются крутизной и обрывистостью восточного склона Баргузинского хр. Западный склон Икатского хр., напротив, характеризуется пологостью, но и он значительно расчленен глубокими долинами, по которым в котловину проникает холодный воздух высокогорий. В теплые сезоны для склонов хребтов достаточно характерна горно-долинная циркуляция (Север..., 1993). Окружающие котловину хребты значительно увлажнены: Баргузинский — до 1400—1600 и Икатский — до 1000 мм/год (Визенко и др., 1986).

Лесостепной пояс развит в южной части заповедника — в Баргузинской долине, а также на склонах южной экспозиции отрогов Икатского хр. в долинах притоков р. Баргузин. В лесном поясе гор преобладают лиственничные леса. Темнохвойные леса встречаются небольшими массивами в долинах рек Джирги, Ковыли и Баргузин. В подгольцовом поясе распространены лиственничные редколесья, сфагновые болота, ерниковые и кедрово-стланиковые сообщества. На высоте свыше 2000 м над ур. м. развиты горные тундры. Во многих долинах притоков благодаря температурной инверсии и многолетнемерзлым породам представлены подгольцовые комплексы (ерники).

Сборы лишайников на территории Джергинского государственного заповедника (Курумканский р-н, Республика Бурятия) проводились первым автором в течение 2000—2002 гг. Определение видов, представленных в настоящей работе, осуществлялось в Лаборатории лихенологии и бриологии Отдела флоры и растительности Полярно-альпийского ботанического сада-института КНЦ РАН (г. Кировск, Мурманская обл.). Образцы хранятся в Институте биологии Бурятского научного центра (БНЦ СО РАН, г. Улан-Удэ), в Гербариях KPABG (ПАБСИ КНЦ РАН) и LE (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург). Номенклатура таксонов дана по сводке R. Santesson et al. (2004).

В помещенном ниже списке отмечены: * — новые виды для Республики Бурятия, ** — для Южной Сибири, *** — для Сибири.

**Acarospora glaucocarpa* (Ach.) Körb. На замшелых скалах на южном склоне сопки в долине р. Ковыли при впадении р. Юргон, 55°07′ с. ш., 111°28′ в. д.; 9 VII 2002. В Сибири вид обычен в горных степных регионах. В России известен в Арктике (Новая Земля, арктическая Якутия, Чукотка), широко распространен в европейской части, на Урале, Кавказе, Сибири. Общее распространение: Европа, Азия, Африка, Сев. и Юж. Америка.

**Buellia aethalea* (Ach.) Th. Fr. На скалах-останцах на вершине горы Моил, 2000 м над ур. м., 55°04′ с ш., 111°30′ в. д.; 12 VII 2002. Арктоальпийский вид, довольно редкий в Сибири; за пределами Бурятии известен из Саян и Алтая, Читинской обл. В России встречается также в Арктике (Новая Земля, Полярный Урал, Юганский п-ов, Северная Земля, арктическая Якутия, Чукотка), на Кавказе. Общее распространение: Европа, Азия, Африка, Сев. Америка (?).

***Caloplaca sibirica* H. Magn. На растительных остатках в кустарничково-осоковой тундре на водоразделе между реками Верхняя Ципа, Джирга и Левые Ковыли (Икатский хр.), на западном скате вершины, около 2000 м над ур. м., 55°00′ с. ш., 111°37′ в. д.; 16 VII 2002. Редкий вид, известен в России в сибирской Арктике (п-ов Таймыр, Новосибирские острова), вне России — в Гренландии, Шпицбергене, Швеции.

****C. xantholyta* (Nyl.) Jatta. На замшелых скалах на южном склоне сопки в долине р. Ковыли при впадении р. Юргон, 55°07′ с. ш., 111°28′ в. д.; 9 VII 2002. Редкий горный вид, ранее был известен в России на Чукотке (?) и на Кавказе, в Европе. Общее распространение: Европа, Азия (Израиль), Новая Зеландия.

**Clauzadeana macula* (Taylor) Coppins et Rambold. На россыпях на водоразделе между реками Верхняя Ципа, Джирга, Левые Ковыли (Икатский хр.), на западном скате вершины, 2000 м над ур. м., 55°04′ с. ш., 111°30′ в. д.; 16 VII 2002. Довольно редкий арктоальпийский вид, в России известен в Арктике (Якутия, Чукотка), Мурманской обл., Республике Саха, Магаданской обл. Общее распространение: Европа, Азия, Сев. Америка, Австралия.

**Collema ryssoleum* (Tuck.) Schnied. На замшелых скалах на южном склоне сопки в долине р. Ковыли при впадении р. Юргон, 55°07′ с. ш., 111°28′ в. д.; 9 VII 2002. Редкий горный вид, в России ранее был известен из Восточного Саяна в Иркутской обл. Общее распространение: Европа, Кавказ, Азия, Африка, Сев. Америка.

**C. undulatum* Flot. var. *granulosum* Degel. На растительных остатках в дриадово-лишайниковой тундре на вершине горы Моил, 2134 м над ур. м., 55°04′ с. ш., 111°30′ в. д.; 12 VII 2002. В России эта разновидность известна в Арктике (арктическая Якутия, о-в Врангеля, Чукотка) и на Северном Кавказе. Вид известен также с Новой Земли, Республики Карелия, Северного Урала, Алтая, Саян. Общее распространение: Европа, Азия, Сев. Америка, Гренландия.

Heterodermia japonica (M. Satô) Swinscow et Krog. На ветвях пихты и стволе сухой ивы, на валежнике в пихтово-еловом лесу в долине р. Джирга, 54°59′ с. ш., 111°30′ в. д.; 19 VII 2002. Вид внесен в Красную книгу Республики Бурятия (Красная..., 2002), где указывается для хр. Хамар-Дабан, Байкальского заповедника. В России известен из Южной Сибири и юга Дальнего Востока. Общее распространение: Европа, Азия, Африка, Сев. и Юж. Америка, Австралия.

Koerberia biformis A. Massal. На стволе ивы в пихтово-еловом лесу в среднем течение р. Джирга, 54°59′ с. ш., 111°30′ в. д.; 19 VII 2002. Вид обнаружен вторым автором также в Байкальском заповеднике, Кабанский р-н, хр. Хамар-Дабан, 51°27′ с. ш., 105°17′ в. д., долина р. Переемная, тополевый высокотравный лес с ивами на высокой террасе на левом берегу, около 20 км от берега оз. Байкал, на коре ивы; 8 VIII 2001. Г. П. Урбанавичюс. Редкий вид, в России известен только из Забайкалья — Республика Бурятия (Tretiach, 1998), Читинская обл. (Урбанавичюс, Урбанавичене, 2002). Общее распространение: Европа, Азия, Африка, Сев. Америка.

**Lecanora marginata* (Schaer.) Hertel et Rambold. На скалах-останцах на вершине горы Моил, около 2000 м над ур. м., 55°04′ с. ш., 111°30′ в. д.; 12 VII 2002. Арктоальпийский вид, в Сибири отмечен на Алтае, Саянах. В России вид известен в Арктике, а также с Кольского п-ова, Кавказа, Сибири, Приморья и Курильских островов. Широко распространен в горах Европы, Азии, Сев. Америки, Гренландии.

**Lecidella wulfenii* (Hepp) Körb. На растительных остатках в кустарничково-осоковой тундре на водоразделе между реками Верхняя Ципа, Джирга, Левые Ковыли (Икатский хр.), на западном скате вершины, 2000 м над ур. м., 55°00′ с. ш., 111°37′ в. д.; 16 VII 2002. Арктоальпийский вид, в Сибири известен из Красноярского края (Саяны, плато Путорана); в России встречается также в Арктике (Ненецкий автономный округ, Новая Земля, п-ов Таймыр, Новосибирские острова, Республика Саха, о-в Врангеля, Чукотка), в европейской части (Мурманская, Ленинградская области, Республика Карелия). Общий ареал охватывает Европу, Кавказ, Азию, Сев. и Юж. Америку.

Leptogium burnetiae C. W. Dodge. На стволах, ветвях и основаниях стволов ивы, кедра, тополя душистого, на валежнике в кедрово-елово-кустарниково-разнотравном лесу, в лиственничнике зеленомошном на берегу р. Ковыли, перед впадением Левых Ковылей, 55°03′ с. ш., 111°07′ в. д.; 10 VII 2002; в пихтово-еловом лесу в долине р. Джирга, 54°59′36″ с. ш., 111°30′40″ в. д.; 19 VII 2002. Внесен в Красные книги РСФСР (Красная..., 1988) и Республики Бурятия (Красная..., 2002). Вид, однако, достаточно широко распространен в Республике Бурятия (Макрый, 1990; Урбанавичене, Урбанавичюс, 1998; Tretiach, 1998). В России известен также на Кавказе, Южном Урале, в горах Южной Сибири, на юге Дальнего Востока. Недавно этот вид определен вторым автором из Западной Сибири из заповедника «Малая Сосьва»: Тюменская обл., Ханты-Мансийский автономный округ, бассейн р. Малая Сосьва, ельник страусниковый, на отмершем стволе черемухи; 31 VIII 1988. А. Л. Васина. Второй образец из этого же заповедника — берег р. Ем-Еган, выше кордона Белая гора, прибрежный ельник, на упавшем замшелом стволе дерева; 8 IX 2002. А. Л. Васина. Общий ареал охватывает Южную и Восточную Европу, Восточную и Южную Африку, Южную и Юго-Восточную Азию, Сев. и Юж. Америку, острова Гавайи.

**L. gelatinosum* (With.) J. R. Laundon. На замшелом камне около водопада в лиственничнике рододендроново-разнотравном в долине р. Юргон, 55°09′ с. ш., 111°29′ в. д.; 1 VII 2001. В России известен в Арктике (Новая Земля, п-ов Таймыр, Северная Земля, Новосибирские острова, о-в Врангеля, Чукотка), в европейской части, на Урале, Кавказе, Южной Сибири, Южном Приморье (?). Общее распространение: Европа, Азия, Африка, Сев. Америка, Гренландия, Австралия, Новая Зеландия.

L. hildenbrandii (Garov.) Nyl. На пне в елово-кедрово-лиственничном лесу в долине р. Джирга, 54°59′ с. ш., 111°30′ в. д.; 13 VI 1998. Внесен в Красные книги

РСФСР (Красная..., 1998) и Республики Бурятия (Красная..., 2002). Распространение: хр. Хамар-Дабан, Байкальский заповедник (Урбанавичене, Урбанавичюс, 1998), хребты Верхне-Ангарский, Северо-Муйский, Южно-Муйский, Тункинская долина (Красная..., 2002). В России кроме Южной Сибири известен с Дальнего Востока и Кавказа. Общее распространение: Европа, Кавказ, Азия.

****Miriquidica griseoatra* (Flot.) Hertel et Rambold. На камнях в лиственничнике лишайниковом в окрестностях оз. Балан-Тамур, на горе 2200 м на левом берегу озера, 55°15′ с. ш., 111°42′ в. д.; 19 VII 2000. Довольно редкий арктоальпийский вид, в России известен с Новой Земли, Мурманской обл., Республики Карелия, Урала (Республика Коми, Пермская обл., Республика Башкортостан), в азиатской части России только с Чукотки. Общее распространение: Европа, Азия, Сев. Америка, Гренландия.

**Mycobilimbia hypnorum* (Lib.) Kalb et Hafellner. На почве в кустарничково-лишайниковой тундре на водоразделе между реками Верхняя Ципа, Джирга, Левые Ковыли (Икатский хр.), на западном скате вершины, 2000 м над ур. м., 55°00′ с. ш., 111°37′ в. д.; 16 VII 2002. Довольно распространенный арктоальпийский вид, известен в Сибири из Красноярского края (Саяны, плато Путорана), Иркутской обл. (хр. Кодар). В России широко распространен в Арктике, европейской части, известен с Дальнего Востока. Общее распространение: Европа, Кавказ, Азия, Сев. Америка, Гренландия.

**Pertusaria trochiscea* Norman. На растительных остатках в кустарничково-осоковой тундре на водоразделе между реками Верхняя Ципа, Джирга, Левые Ковыли (Икатский хр.), на западном скате вершины, 2000 м над ур. м., 55°00′ с. ш., 111°37′ в. д.; 16 VII 2002. В России вид известен в Арктике (Юганский п-ов, п-ов Таймыр, Северная Земля, арктическая Якутия, Чукотка), европейской части (Мурманская обл.), Сибири (Иркутская обл.), на севере Дальнего Востока (п-ов Камчатка, Командорские острова). Общее распространение: Европа, Азия, Сев. Америка.

**Phaeophyscia hirtella* Essl. На мхах на камне в сосняке на о-ве Умхей, 54°58′ с. ш., 111°06′ в. д.; 12 VII 2000; в лиственничнике зеленомошном, на стволах и основаниях стволов осины и чозении на берегу ключа в долине р. Ковыли, на южном склоне сопки при впадении Юргона, 55°07′ с. ш., 111°28′ в. д.; в кедрово-елово-кустарниково-разнотравном лесу в долине р. Ковыли, 55°07′ с. ш., 111°30′ в. д.; 9 VII 2002. Также этот вид обнаружен вторым автором в Байкальском заповеднике, Кабанский р-н, хр. Хамар-Дабан, на коре тополя душистого на берегу Черного озера, 51°21′40″ с. ш., 105°14′ в. д.; 9 VIII 2001. В России известен с юга Дальнего Востока (Хабаровский край). Общее распространение: Азия, Сев. Америка.

**Polyblastia gelatinosa* (Ach.) Th. Fr. На растительных остатках в кустарничково-лишайниковой тундре на водоразделе между реками Верхняя Ципа, Джирга, Левые Ковыли (Икатский хр.), на западном скате вершины, 2000 м над ур. м., 55°00′ с. ш., 111°37′ в. д.; 16 VII 2002. В России вид известен в Арктике (Ненецкий округ, Новая Земля, п-ов Таймыр, Новосибирские острова, о-в Врангеля), европейской части (Республика Карелия), с Северного Урала (Республика Коми), Сибири, Дальнего Востока (п-ов Камчатка). Общее распространение: Европа, Азия, Сев. Америка.

**Rhizocarpon effiguratum* (Anzi) Th. Fr. На скалах-останцах на высоте 2000 м над ур. м. в окрестностях оз. Амут, 55°16′ с. ш., 111°50′ в. д.; 10 VII 2001. В России вид известен только с Колымского нагорья и Читинской обл. (хр. Кодар). Общее распространение: Европа, Азия, Сев. Америка, Гренландия.

**Rhizocarpon polycarpum* (Hepp) Th. Fr. На выходах коренных пород на склоне горы южной экспозиции в верховьях р. Джирги, 54°59′ с. ш., 111°31′ в. д.; 18 VII 2002. В России известен в Арктике (Новая Земля, п-ов Ямал, п-ов Таймыр, арктическая Якутия, о-в Врангеля, Чукотка), в европейской части (Мурманская обл., Республика Карелия, Ленинградская и Московская области), с Северного Урала (Республика Коми), Кавказа, Сибири и Дальнего Востока (Иркутская и Магаданская области). Общее распространение: Европа, Азия, Сев. Америка, Гренландия, Антарктида.

****Staurothele bacilligera* (Arnold) Arnold. На замшелых скалах на южном склоне сопки в долине р. Ковыли при впадении р. Юргон, 55°07′ с. ш., 111°28′ в. д.; 9 VII 2002. Первое указание для азиатской части России; в России вид известен с Приволжской возвышенности (?). Общее распространение: Европа, Азия.

***Toninia alutacea* (Anzi) Jatta. На камне в лиственничнике лишайниковом в долине р. Туракина, 55°19′ с. ш., 111°29′ в. д.; 6 VII 2001. В России вид известен из Республики Якутия. Общее распространение: Европа, Азия, Сев. Америка.

**Verrucaria deversa* Vain. На замшелых скалах на южном склоне сопки в долине р. Ковыли при впадении р. Юргон, 55°07′ с. ш., 111°28′ в. д.; 9 VII 2002. В России вид известен в Арктике (арктическая Якутия, Новосибирские острова, Чукотка), европейской части (Республика Карелия), Сибири (Республика Саха). Общее распространение: Европа, Азия, Сев. Америка.

**V. xyloxena* Norman. На камнях в кустарничково-зеленомошной тундре на водоразделе между реками Верхняя Ципа, Джирга, Левые Ковыли (Икатский хр.), на западном скате вершины, 2000 м над ур. м., 55°00′ с. ш., 111°37′ в. д.; 16 VII 2002. В России вид известен из Республики Карелия (?), Воронежской обл. (?), Красноярского края (Саяны). Общее распространение: Европа, Азия, Сев. Америка.

Таким образом, нами выявлено 25 редких видов лишайников, из которых 21 — новые для Республики Бурятия, 2 — для Южной Сибири и 3 — для Сибири. Находки в Сибири таких редких видов, как *Caloplaca xantholyta*, *Miriquidica griseoatra*, *Rhizocarpon effiguratum*, ранее имевших арктический ареал, показывают, что горные хребты Забайкалья являются связующим звеном в системе непрерывного горного пути миграции арктических видов из Арктики в континентальные районы Азии. На формирование состава лишайников оказало влияние похолодание и развитие четвертичных оледенений. Следы оледенения ясно выражены в верховьях рек Джирга, Баргузин и Сея на Икатском и Южно-Муйском хребтах. Следует отметить, что восточная часть Баргузинского хр. в пределах территории Джергинского заповедника не подвергалась оледенению, однако испытала на себе влияние плейстоценовых похолоданий. В то же время горные долины, не затронутые ледниками, являются рефугиумами для таких редких тропикогенных видов, как *Heterodermia japonica*, *Koerberia biformis*, *Leptogium burnetiae*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Визенко О. С., Власенко В. В., Дроздова В. И., Кокоева Т. В., Ладейщиков Н. П., Лут Л. И., Мизандронцева К. Н., Оболкин В. А. Климатические особенности Баргузинской котловины // Озера Баргузинской долины. Новосибирск, 1986. С. 5—15.

Красная книга РСФСР: Растения. М., 1988. 592 с.

Красная книга Республики Бурятия. Редкие и исчезающие виды растений и грибов. Новосибирск, 2002. 340 с.

Макрый Т. В. Лишайники // Уникальные объекты живой природы бассейна Байкала. Новосибирск, 1990. С. 34—49.

Север Бурятии / Под ред. А. Б. Иметхенова, Д. Д. Мангатаевой, К. Т. Боржонова и др. Улан-Удэ, 1993. 186 с.

Урбанавичене И. Н., Урбанавичюс Г. П. Лишайники Байкальского заповедника (аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников. Вып. 68. М., 1998. 53 с.

Урбанавичюс Г. П., Урбанавичене И. Н. Новые и редкие виды лишайников из Сохондинского заповедника (Хэнтей-Чикойское нагорье, Читинская область) // Особо охраняемые природные территории Алтайского края и сопредельных регионов, тактика сохранения видового разнообразия и генофонда: Сб. тр. конф. Барнаул, 2002. С. 191—195.

Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tønsberg T., Vitikainen O. Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Uppsala, 2004. 359 p.

Tretiach M. Waynea hirsuta, a new epiphytic lichen species from Central Siberia // Nord. J. Bot. 18(6). 1998. P. 721—726.

SUMMARY

New data on the distribution of 25 rare lichen species in the Southern Siberia (Republic of Buryatia, Dzherginskii Nature Reserve) are presented. The species *Caloplaca xantholyta*, *Miriquidica griseoatra*, *Staurothele bacilligera* are recorded for the first time to Siberia. The record of *Staurothele bacilligera* is the first to Asia.

УДК 528.572.2 : 581.9 (470.23)　　　　Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 11

© Е. А. Глазкова

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ *BIDENS FRONDOSA* (*ASTERACEAE*) В РОССИИ

E. A. GLAZKOVA. NEW DATA ON THE DISTRIBUTION OF *BIDENS FRONDOSA* (*ASTERACEAE*) IN RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: eglazkova@hotmail.com
Поступила 23.01.2006

Приведены новые данные о распространении адвентивного североамериканского вида *Bidens frondosa* в России. Этот вид впервые указывается для Ставропольского края.

Ключевые слова: *Bidens frondosa*, Ставропольский край, адвентивные виды, инвазионные виды, Россия.

В «Ботаническом журнале» была опубликована статья «*Bidens frondosa* (*Asteraceae*) — новый адвентивный вид для флоры Северо-Запада России и история его расселения в Восточной Европе» (Глазкова, 2005), в которой были приведены сведения об экологии, биологии и географии этого вида в Восточной Европе.

В ходе проведенных нами флористических исследований в Ставропольском крае и на Северо-Западе России появились новые данные об экологических особенностях и распространении *Bidens frondosa* L. — череды облиственной. Эти сведения, а также результаты наблюдений за *Bidens frondosa* на родине вида — в Северной Америке — дополняют опубликованные ранее данные.

Во время ботанических экскурсий по г. Пятигорску в октябре 2005 г. был обнаружен новый для Ставропольского края североамериканский вид — *Bidens frondosa*. В «Конспекте флоры Ставропольского края» (Иванов, 2001) и в рукописи докторской диссертации А. Д. Михеева «Флора района Кавказских Минеральных Вод и прилегающих территорий (анализ и вопросы охраны)» (2000) этот вид не приводится. В Пятигорске *Bidens frondosa* обнаружен как в естественных сообществах по берегам рек Подкумок и Юца (приток Подкумка), так и в составе рудеральных сообществ на улицах города и в районе железнодорожной станции Пятигорск, вдоль железнодорожных путей. В Ставропольском крае отмечена только типовая разновидность *Bidens frondosa*. Ниже приводятся подробные сведения о местонахождении череды облиственной в Ставрополье.

1. «Пятигорск, ул. Теплосерная, 17, в придорожной канаве, возле автобусной остановки, 3 растения в генеративном состоянии, вместе с другими адвентивными североамериканскими видами (*Ambrosia artemisiifolia*, *Amaranthus retroflexus*, *Echinochloa crusgalli*, *Acer negundo*), 17 X 2005 (цв.), Е. А. Глазкова» (LE).

2. «Пятигорск, ул. Чкалова, 8, на газоне вдоль дороги, образует значительные заросли, встречается в составе сообщества рудеральных видов, среди которых кроме череды облиственной доминируют *Ambrosia artemisiifolia*, *Amaranthus retroflexus*, *Lamium purpureum*, *Falcaria vulgaris*, 17 X 2005 (цв., пл.), Е. А. Глазкова» (LE).

3. «Пятигорск, по берегу р. Подкумок к югу от Горячей горы, образует заросли, 20 X 2005 (пл.), Е. А. Глазкова» (LE). По берегам реки Подкумок вид встречается очень часто на глинистых и песчано-каменистых отмелях и береговых склонах, где образует значительные заросли. Здесь череда облиственная входит в состав сообществ с участием как естественных влаголюбивых видов (*Lythrum salicaria*, *Vicia cracca*, *Eupatorium canabinum*, *Lycopus europaeus*, *Alnus incana* (подрост), *Equisetum ramosissimum*, *Mentha arvensis*, *Solanum dulcamara*, *Juncus articulatus*, *Schoenus nigricans*,[1] *Salix triandra*, *Potentilla supina*, *Chenopodium glaucum*, *Rorippa palustris*, *Persicaria lapathifolia* и др.), так и многих сорно-рудеральных видов растений (*Tussilago farfara*, *Elymus repens*, *Erigeron canadensis*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Amaranthus retroflexus*, *Xanthium californicum*, *Melilotus officinalis*, *Medicago lupulina*, *Polygonum arenastrum*, *Echinochloa crusgalli*, *Setaria viridis*, *Panicum miliaceum*, *Stellaria media*, *Solanum shultesii*, *Senecio vulgaris*, *Galinsoga parviflora*, *Sonchus asper* и др.), среди которых много адвентивных видов.

Местами берега р. Подкумок забетонированы, и *Bidens frondosa* растет между бетонными плитами у самого уреза воды, где другие виды сосудистых растений практически отсутствуют.

4. «Пятигорск, песчано-каменистый берег р. Юца (в районе ул. Луначарского), образует заросли, 25 X 2005 (пл.), Е. А. Глазкова» (LE). По берегам р. Юца встречается в сообществах, слагаемых как аборигенными прибрежными видами (*Lythrum salicaria*, *Ranunculus repens*, *Carex riparia*, *Schoenus nigricans*, *Eupatorium cannabinum*, *Rumex obtusifolius*, *Persicaria lapathifolia*, *P. amphibia* f. *terrestre*, *Scirpus sylvaticus*, *Chenopodium glaucum*, *Urtica dioica*, *Humulus lupulus*, *Equisetum arvense* и др.), так и многими сорно-рудеральными апофитными и адвентивными видами (*Erigeron annuus*, *Xanthium californicum*, *Erigeron canadensis*, *Echinochloa crusgalli*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Setaria viridis*, *Amaranthus retroflexus*, *Galinsoga parviflora*, *Cirsium arvense*, *Aegopodium podagraria*, *Tussilago farfara* и др.).

Поражает огромное количество адвентивных видов (главным образом, североамериканских) по берегам рек Подкумок и Юца, которые, по-видимому, на открытых, часто затопляемых отмелях практически не встречают конкуренции со стороны аборигенных видов или оказываются более конкурентоспособными видами в данных биотопах.

5. «Пятигорск, в районе железнодорожной станции „Пятигорск”, вдоль ж.-д. полотна, встречается в сообществах рудеральных видов (*Ambrosia artemisiifolia*, *Erigeron canadensis*, *Setaria viridis*, *S. pumila*, *Lactuca tatarica*, *Amaranthus retroflexus*, *Echinochloa crusgalli*, *Acer negundo*), 25 X 2005 (пл.), Е. А. Глазкова» (LE).

---

[1] Этот вид впервые указывается для Ставропольского края России.

Заслуживает внимание тот факт, что, несмотря на тщательные поиски, в местах произрастания *Bidens frondosa* во всех вышеуказанных местонахождениях не удалось обнаружить аборигенную череду трехраздельную — *B. tripartita* L.

Очевидно, что *Bidens frondosa* произрастает в г. Пятигорске уже далеко не первый год, и за это время успел полностью натурализоваться, освоив как нарушенные, так и естественные местообитания.

Впервые на Кавказе череда облиственная была обнаружена в 1987 г. М. С. Игнатовым в Абхазии. По его мнению этот вид был занесен туда не позднее конца 1970-х—начала 1980-х годов (Игнатов, 1988). В 1989 г. вид найден в Аджарии (МНА), в 1991 г. — в Краснодарском крае (Цвелёв, Бочкин, 1992; Комжа, 2004), в 1995 г. — в Северной Осетии (Комжа, 2004). А. С. Зернов указывает *Bidens frondosa* как нередкий для Северо-Западного Закавказья вид, активно внедряющийся в естественные ценозы по берегам рек и водоемов и имеющий тенденцию быстро распространяться (Зернов, 2000, 2002).

Находка *Bidens frondosa* в Ставропольском крае (второе местонахождение вида на Центральном Кавказе!) логично заполняет существовавший пробел в наших знаниях о вторичном ареале этого вида на Кавказе. Многочисленные, особенно в последние годы, сообщения о новых местонахождениях череды облиственной на Кавказе свидетельствуют о быстром расселении и успешной натурализации этого активного инвазионного вида в этом регионе.

Чтобы проследить динамику распространения *Bidens frondosa* в другом регионе России, на Северо-Западе, где этот вид известен пока только с о-ва Котлин (г. Кронштадт) в Финском заливе, мы вместе с Н. Н. Цвелёвым специально посетили остров, где впервые этот вид был обнаружен в 2004 г. (Глазкова, 2005). По нашим наблюдениям, *Bidens frondosa* не только находится в прекрасном состоянии в обнаруженном ранее местонахождении, но и продолжает активно расселяться по острову. Так, этот вид был найден нами еще в нескольких местонахождениях в г. Кронштадте.

1. «Кронштадт, в районе городской свалки, вдоль дороги, несколько растений в генеративном состоянии (N 60°00.860′, E 29°44.842′), 23 IX 2005 (пл.), Е. А. Глазкова, Н. Н. Цвелёв» (LE).

2. «Кронштадт, на обочине шоссейной дороги, к востоку от дамбы, образует значительные заросли (N 60°00.385′, E 29°44.462′), 23 IX 2005 (пл.), Е. А. Глазкова, Н. Н. Цвелёв» (LE).

В местах произрастания *Bidens frondosa* другие виды рода *Bidens* отсутствовали.

По моим наблюдениям за поведением *Bidens frondosa* в Северной Америке в окр. г. Чеймерсбург (штат Пенсильвания), который я посетила осенью 2005 г., череда облиственная произрастает как по берегам рек и ручьев, где образует значительные заросли, так и на рудеральных местах, где встречается в виде единичных экземпляров. Интересно, что в тех местообитаниях по берегам рек и ручьев, где появляются другие виды рода *Bidens* (в частности, *B. laevis* и *B. connata*), *Bidens frondosa* практически отсутствует. Так, среди огромных зарослей *B. laevis* и *B. connata* по берегу ручья (Conococheaque Creek) в окрестностях Чеймерсбурга было обнаружено несколько экземпляров *Bidens frondosa*. Таким образом, наблюдения показывают, что активный в Восточной Европе и на Кавказе инвазионный вид *Bidens frondosa*, вытесняющий другие виды рода (например, *Bidens tripartita* и *B. cernua*) из естественных сообществ, у себя на родине в ряде местообитаний, по-видимому, оказывается менее конкурентоспособным видом по сравнению с другими североамериканскими видами *Bidens*.

Благодарности

Я искренне признательна П. Б. Глазкову за участие в полевых экскурсиях на Северном Кавказе и Н. Н. Цвелёву за участие в ботанических экскурсиях на о-ве Котлин в 2005 г., а также Н. Н. Портениеру за консультации при определении сопутствующих *Bidens frondosa* видов, собранных мною на Кавказе.

Полевые исследования на Северо-Западе России (на о-ве Котлин) проводились при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 05-04-4965, 05-04-63009).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Глазкова Е. А. *Bidens frondosa* (*Asteraceae*) — новый адвентивный вид для флоры Северо-Запада России и история его расселения в Восточной Европе // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 10. С. 1525—1540.

Зернов А. С. Растения Северо-Западного Закавказья. М., 2000. 130 с.

Зернов А. С. Определитель сосудистых растений севера Российского Причерноморья. М., 2002. 283 с.

Комжа А. Л. Новые адвентивные виды Центрального и Восточного Кавказа // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 1. С. 121—125.

Иванов А. Л. Конспект флоры Ставрополья. Ставрополь, 2001. 200 с.

Игнатов М. С. Дополнение к адвентивной флоре Абхазии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 3. С. 113—115.

Михеев А. Д. Флора района Кавказских Минеральных Вод и прилегающих территорий, анализ и вопросы охраны: Дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2000. 314 с. (рукопись).

Цвелёв Н. Н., Бочкин В. Д. О новых и редких для Краснодарского края адвентивных растениях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 5. С. 104.

SUMMARY

New data on the distribution of an invasive North-American species *Bidens frondosa* L. in Russia are represented in the article, which is an addition to the paper by E. Glazkova published earlier (Глазкова, 2005). *Bidens frondosa* L. was found by the author for the first time in Stavropol Region of Russia, where it is abundant in the streets of Pyatigorsk, near railway station and on the banks of rivers Podkumok and Jutsa.

УДК 582.572.2 (477) Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 11

© В. И. Мельник,[1] И. П. Диденко,[2] Д. Ю. Шевченко,[1] О. В. Свистун[3]

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ *FRITILLARIA MELEAGRIS* (*LILIACEAE*) В УКРАИНЕ

V. I. MELNIK, I. P. DIDENKO, D. Yu. SHEVCHENKO, O. V. SVISTUN.
NEW DATA ON THE DISTRIBUTION
OF *FRITILLARIA MELEAGRIS* (*LILIACEAE*) IN UKRAINE

[1] Национальный ботанический сад им. Н. Н. Гришко НАН Украины
01014 Киев, ул. Тимирязевская, 1
Тел. (044) 2850480
E-mail: melnik@botanical-garden.kiev.ua
[2] Национальный дендропарк «Софиевка» НАН Украины
20300 Умань, ул. Киевская 12^а
[3] Уманский государственный аграрный университет
20300 Умань, ул. Киевская 12^а

Поступила 30.03.2005
Окончательный вариант получен 01.03.2006

Описаны новые местонахождения *Fritillaria meleagris* в Центральной и Левобережной Украине на территориях Киевской и Полтавской областей, охарактеризованы спектры онтогенетических состояний популяции.

Ключевые слова: *Fritillaria meleagris*, популяция, охрана, Украина.

Fritillaria meleagris L. — редкий вид флоры Украины, внесенный в Красную книгу Украины (Червона..., 1996) и Красные книги или списки охраняемых видов флор многих стран Европы (Мельник, 1999). В нашей предыдущей публикации (Мельник, 1999) были обобщены результаты изучения географического распространения, условий местообитаний и структуры популяций *F. meleagris* в Украине. За истекший после публикации статьи период нами были получены новые данные о *F. meleagris*, которые дополняют наши представления о распространении вида на территории Украины.

F. meleagris — преимущественно европейский вид, ареал которого охватывает территорию от Англии до России и от юга Скандинавского п-ова до Альп, Балкан и Украины (Hollmann, 1972). На значительном удалении от европейской части ареала выявлены местонахождения *F. meleagris* в Усть-Канском р-не на Алтае (Лубягина, Ершова, 1989) и на юге Западной Сибири (Конспект..., 2005). Поскольку *F. meleagris* произрастает только в условиях значительного увлажнения лесных и луговых экосистем в поймах рек, его ареал является ленточным.

В Украине бóльшая часть местонахождений *F. meleagris* сконцентрирована на западе страны в долинах рек бассейнов Днестра, Тисы и Сяна (Мельник, 1999). Обширная волыно-подольская дизъюнкция отделяет западноукраинскую часть ареала *F. meleagris* от центральноукраинской на Приднепровской возвышенности, где было зафиксировано только 2 местонахождения вида — в пойме р. Роставица у с. Голубивка в Ружинском р-не Житомирской обл. и в пойме р. Рось в окрестностях пос. Ракитно в Киевской обл. (Литвак, Литвак, 1990; Мельник, 1999). Во время экспедиционных исследований в 2004 г. нами было выявлено 2 новых местонахождения *F. meleagris* в Киевской обл. (рис. 1).

Первое из них обнаружено на левом берегу поймы р. Рось между селами Пугачевка Белоцерковского р-на и Остров Ракитновского р-на. Здесь *F. meleagris* произрастает в лесах и на лугах.

Лесная растительность представлена дубовым лесом 100-летнего возраста из *Quercus robur*. В состав древостоя также входят *Alnus glutinosa*, *Betula pendula*, *Populus tremula*, *Padus avium*, *Salix caprea*. Кустарниковый ярус образован *Corylus avel-*

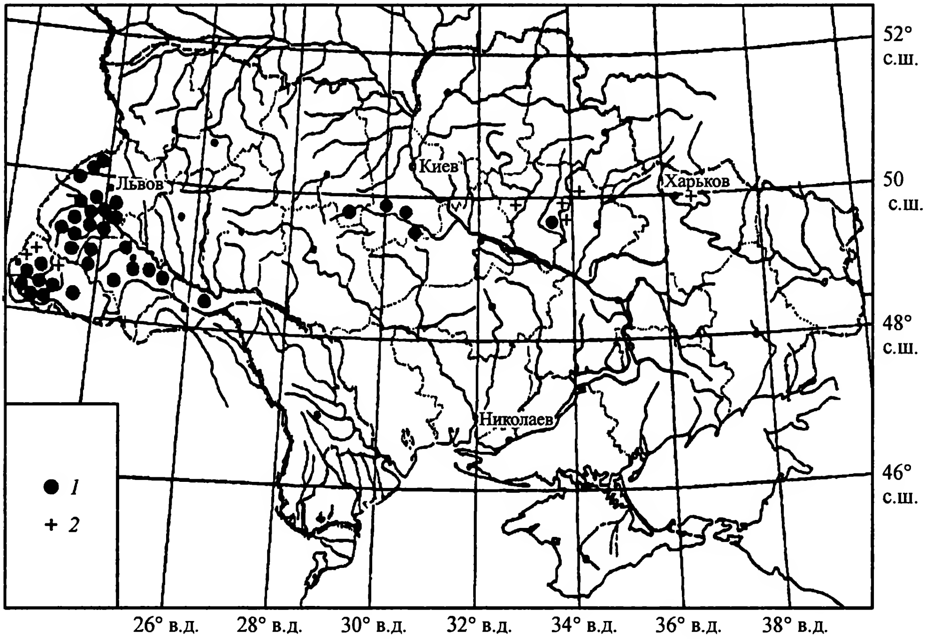


Рис. 1. Географическое распространение *Fritillaria meleagris* в Украине.
Местонахождения: *1* — существующие, *2* — исчезнувшие.

lana и *Eunonymus europaea*. В ранневесенней синузии травяного покрова доминируют *Ficaria verna* и *Fritillaria meleagris* (ее проективное покрытие — 20 %).

Локальная популяция *F. meleagris* приурочена к экотону между лесной и луговой растительностью. Она занимает площадь около 30 га. Данные о плотности популяции и ее спектрах онтогенетических состояний приведены в таблице.

Плотность и спектры онтогенетических состояний *Fritillaria meleagris*
в Центральной и Левобережной Украине

Местонахождение	Сообщество	Число особей на 1 м^2								Всего особей
		g		v		im		j		
		особи	%	особи	%	особи	%	особи	%	
Киевская обл., Белоцерковский р-н, Сухолесское лесничество, в пойме р. Рось	Дубовый лес	3	3.9	32	41.6	20	26.0	22	28.6	77
Киевская обл., Ракитновский р-н, окрестности сел Пугачевка и Остров в пойме р. Рось	Пойменный луг	17	27.9	20	32.8	18	29.5	6	9.84	61
Киевская обл., Ракитновский р-н, окрестности с. Синява в пойме р. Рось	То же	10	11.6	24	27.9	20	23.3	32	37.2	86
Полтавская обл., Великобагачанский р-н, окрестности с. Остапье, у слияния рек Псёл и Хорол	» »	1	7.7	7	53.8	3	23.1	2	5.4	13

Примечание. g — генеративные, v — виргинильные, im — имматурные, j — ювенильные онтогенетические состояния *Fritillaria meleagris*.

Второе местонахождение *F. meleagris* обнаружено на пойменном лугу правого берега р. Рось, восточнее с. Синява в Ракитновском р-не Киевской обл. В ранневесенней синузии травяного покрова преобладает *Ranunculus acris*, встречаются *Caltha palustris*, *Centaurea scabiosa*, *Galium aparine*, *Iris pseudacorus*, *Polygonum bistorta*, *Veratrum lobelianum*, *Veronica spicata*. Проективное покрытие *F. meleagris* — 5—10 %. Популяция занимает площадь около 5 га. Данные о плотности и спектрах онтогенетических состояний популяции приведены в таблице и на рис. 2.

Очевидно, вдоль р. Рось от с. Синява Ракитновского р-на Киевской обл. до места впадения в нее правого притока р. Роставицы и далее вдоль Роставицы до с. Голубивка Ружинского р-на Житомирской обл. существовала единая ленточная популяция *F. meleagris*. Под воздействием мелиорации, распашки пойменных земель и чрезмерного выпаса скота произошла фрагментация этой единой популяции на несколько локальных.

Интенсивные антропогенные влияния на растительность в поймах рек Сула, Ворскла, Коломак в Полтавской обл. и р. Уда в Харьковской обл. привели к элиминации популяций *F. meleagris* в Левобережной Украине. Поскольку последние сборы образцов вида из этого региона относятся к 1920-м годам, мы пришли к выводу об исчезновении вида из состава флоры Левобережной Украины (Мельник, 1999). Однако после публикации нашей статьи В. А. Соломаха (Киевский национальный университет им. Т. Г. Шевченко) обнаружил *F. meleagris* на Левобережье Украины. Это местонахождение вида, которое было обследовано нами в 2004 г., расположено в «треугольнике» пойменного луга при впадении р. Хорол в р. Псел вблизи с. Остапье Великобагачанского р-на Полтавской обл. Название этого урочища «Кут» (в переводе с украинского «Угол») хорошо отражает особенности его месторасположения. Доминантом растительного покрова здесь является *Festuca ovina*, встречаются *Geranium pratense*, *Ficaria verna*, *Iris sibirica*, *Pedicularis dasystachys*, *Petasites hybridus*. Проективное покрытие *F. meleagris* — 5 %. Популяция занимает площадь около 45 га. Плотность данной популяции несколько ниже, чем у популяций вида в Киевской обл. (см. таблицу). Спектры онтогенетических состояний всех обследованных популяций *F. meleagris* полночленные (см. таблицу; рис. 2).

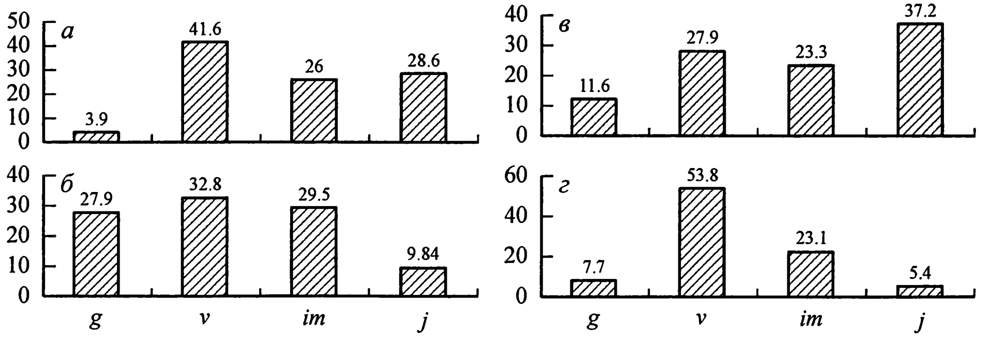


Рис. 2. Спектры онтогенетических состояний популяций *Fritillaria meleagris* в Центральной и Левобережной Украине.

а — Киевская обл., Белоцерковский р-н, Сухолесское лесничество, в пойме р. Рось; *б* — Киевская обл., Ракитновский р-н, окрестности сел Пугачевка и Остров в пойме р. Рось; *в* — Киевская обл., Ракитновский р-н, окрестности с. Синява в пойме р. Рось; *г* — Полтавская обл., Великобагачанский р-н, окрестности с. Остапье, у слияния рек Хорол и Псел. По оси абцисс — возрастные группы; по оси ординат — доля от числа особей, %.

Интересно отметить, что разница периода цветения *F. meleagris* в Центральной и Левобережной Украине составляет 1 мес. В Киевской обл. в 2004 г. *F. meleagris* зацвел во 2-й декаде апреля, в Полтавской обл. — во 2-й декаде мая.

По своим основным параметрам популяции *F. meleagris* в Левобережной и Центральной Украине сходны с популяциями вида на западе Украины в долине Тисы и Днестра (Мельник, 1999; Андрик, 2002).

Таким образом, в различных ценотических условиях (в лесных и луговых сообществах) в Украине популяции *F. meleagris* имеют высокую плотность, в спектрах онтогенетических состояний представлены особи всех возрастных групп.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андрик Є. Й. Біолого-екологічна характеристика та питання охорони *Fritillaria meleagris* L. (*Liliaceae* Juss.) на Притиснянській низовині: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Київ, 2003. 24 с.

Конспект флоры Сибири. Сосудистые растения / Под ред. К. С. Байкова. Новосибирск, 2005. 361 с.

Литвак П. В., Литвак І. П. Нове місцезнаходження *Fritillaria meleagris* L. на Житомирщині // Укр. бот. журн. 1990. Т. 47. № 3. С. 79—81.

Лубягина Н. П., Ершова Э. А. Рябчик шахматный — растение, нуждающееся в охране // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1989. Вып. 154. С. 30—34.

Мельник В. И. Fritillaria meleagris (*Liliaceae*) на Украине // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 8. С. 81—86.

Червона книга України. Рослинний світ. Київ, 1996. 608 с.

Hollmann H. Verbreitung und Soziologie der Schachblume *Fritillaria meleagris*. Hamburg, Berlin, 1972. 82 S.

SUMMARY

New records of a rare species of Ukrainian flora *Fritillaria meleagris* L. (*Liliaceae*) are presented. Particularities of chorology and structure of populations of the species in Ukraine are presented. Recommendations on the improvement of the network of protected areas in Ukraine are given.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.316.7 : 582.622 (470)

© М. Н. Ломоносова, А. А. Красников

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *CHENOPODIACEAE* ФЛОРЫ РОССИИ

M. N. LOMONOSOVA, A. A. KRASNIKOV. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME *CHENOPODIACEAE* REPRESENTATIVES OF THE FLORA OF RUSSIA

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: lomonosova@csbg.nsc.ru
Поступила 28.03.2006

Приведены числа хромосом (2n) для 19 видов из родов *Atriplex*, *Axyris*, *Bassia*, *Chenopodium*, *Corispermum*, *Kalidium*, *Kochia*, *Salicornia*, *Salsola*, *Suaeda*.

Ключевые слова: *Atriplex*, *Axyris*, *Bassia*, *Chenopodium*, *Corispermum*, *Kalidium*, *Kochia*, *Salicornia*, *Salsola*, *Suaeda, Chenopodiaceae*, числа хромосом, Россия.

Гербарные образцы изученных растений хранятся в Гербарии Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NS). Знаком * отмечен вид, у которого число хромосом определено впервые.

Atriplex fera (L.) Bunge, **2n = 18.** Новосибирская обл., Кочковский р-н, между поселками Кочки и Решеты, 2003, № 387, М. Ломоносова; Республика Тува, Эрзинский р-н, с. Эрзин, 2003, № 348а, она же; Читинская обл., Ононский р-н, оз. Улан-Нур, 2003, № 490, она же; Республика Бурятия, Баргузинский р-н, д. Суво, 2003, № 447, она же.

A. patens (Litv.) Iljin, **2n = 36.** Курганская обл., пос. Петухово, 2005, № 752, М. Ломоносова; Республика Хакасия: Усть-Абаканский р-н, 20 км на ЮЗ от г. Абакана, 2004, № 614, она же; там же, Бейский р-н, 54 км на Ю от г. Абакана, 2004, № 645, она же; там же, оз. Горькое, 2004, № 625, она же.

A. prostrata Boucher ex DC., **2n = 18.** Курганская обл., г. Курган, 2005, № 735, М. Ломоносова.

A. sagittata Borkh., **2n = 18.** Астраханская обл., пос. Ильинка, 2004, № 674, М. Ломоносова.

A. sibirica L., **2n = 18.** Читинская обл., Ононский р-н, оз. Булун-Саган, 2003, № 482, М. Ломоносова.

A. verrucifera Bieb., **2n = 18.** Курганская обл., г. Курган, 2005, № 736, М. Ломоносова.

Axyris hybrida L., **2n = 18.** Читинская обл., Ононский р-н, оз. Зун-Торей, 2003, № 493, М. Ломоносова.

Bassia dasyphylla (Fisch. et C. A. Mey.) O. Kuntze, **2n = 18.** Читинская обл., Ононский р-н, оз. Зун-Торей, 2003, № 496, М. Ломоносова.

Chenopodium chenopodioides (L.) Aell., **2n = 18.** Курганская обл., Петуховский р-н, оз. Медвежье, 2005, № 757, М. Ломоносова.

C. glaucum L., **2n = 36.** Иркутская обл., г. Усолье-Сибирское, 2003, № 280, М. Ломоносова.
Данное полиплоидное число для этого вида указывается впервые. Ранее было известно только 2n = 18 (Соколовская, 1972; Uotila, 1973; Юрцев и др., 1975; Tanaka, Tanaka, 1980; Ломоносова, Красников, 1994; Ломоносова и др., 2003).

C. strictum Roth, **2n = 36.** Тюменская обл., Ишимский р-н, д. Синицыно, 1998, В. Глазунов.

Corispermum declinatum Steph. ex Iljin, **2n = 18.** Республика Бурятия, Улан-Удэнский р-н, оз. Оронгой, 2003, № 426, М. Ломоносова.

Kalidium foliatum (Pall.) Moq., **2n = 18.** Читинская обл., Ононский р-н, оз. Зун-Торей, 2003, № 500, М. Ломоносова.

Kochia scoparia (L.) Schrad., **2n = 18.** Курганская обл., пос. Петухово, 2005, № 747, М. Ломоносова.

Salicornia perennans Willd., **2n = 18.** Курганская обл., Петуховский р-н, оз. Медвежье, 2005, № 756, М. Ломоносова.

Salsola passerina* Bunge, **2n = 18. Республика Тува, Эрзинский р-н, оз. Дус-Холь, 2003, № 364, М. Ломоносова.

Suaeda acuminata (C. A. Mey.) Moq., **2n = 18.** Астраханская обл., пос. Красные Баррикады, 2004, № 668, М. Ломоносова.

S. altissima (L.) Pall., **2n = 18.** Астраханская обл., пос. Камызяк, 2004, № 684, М. Ломоносова.

S. salsa (L.) Pall., **2n = 36.** Астраханская обл.: г. Астрахань, № 731, М. Ломоносова; там же, пос. Красные Баррикады, 2004, № 665, она же; Курганская обл., пос. Варгаши, 2005, № 739, она же.

Вид *S. salsa* был описан из Астрахани и долгое время ошибочно приводился в литературе под названием *Suaeda crassifolia* Pall. (Ильин, 1936; Скрипник, 1987, и др.). Первым, кто указал на это несоответствие, был В. И. Грубов (1966). Однако он, в свою очередь, незаслуженно объединил *S. salsa* с *S. heteroptera* Kitagawa, который распространен в Центральной Азии и на Дальнем Востоке и является диплоидом (2n = 18) (Пробатова и др., 1998; Ломоносова и др., 2005). Вопросы, связанные с типификацией и разграничением *S. salsa* и близких видов, рассматриваются в статье H. Freitag and M. Lomonosova (2006).

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 05-04-48778а, 05-04-63055к).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грубов В. И. Растения Центральной Азии. М.; Л., 1966. Вып. 2. 134 с.

Ильин М. М. Сведа — *Suaeda* Forsk. // Флора СССР. М.; Л., 1936. Т. 6. С. 174—198.

Ломоносова М. Н., Красников А. А. Числа хромосом некоторых видов рода *Chenopodium* (*Chenopodiaceae*) флоры Сибири // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 3. С. 124—125.

Ломоносова М. Н., Красникова С. А., Красников А. А., Эбель А. Л., Рудая Н. А. Числа хромосом представителей семейства *Chenopodiaceae* из Монголии и Казахстана // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 8. С. 113—115.

Ломоносова М. Н., Красникова С. А., Красников А. А., Сухоруков А. П., Бананова В. А., Павлова Н. С. Числа хромосом представителей семейства *Chenopodiaceae* из России и Казахстана // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 7. С. 1132—1135.

Пробатова Н. С., Рудыка З. Г., Соколовская А. П. Числа хромосом сосудистых растений с островов Петра Великого и полуострова Муравьева-Амурского (Приморский край) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 5. С. 125—130.

Скрипник Н. П. Сведа (Содник) — *Suaeda* Forssk. ex Scop. // Определитель высших растений Украины. Киев, 1987. С. 92.

Соколовская А. П. Кариологическая характеристика представителей флоры Ленинградской области // Вестн. Лен. ун-та. Сер. биол. наук. 1972. Т. 21. Вып. 2. С. 56—63.

Юрцев Б. А., Жукова П. Г., Плиева Т. В., Разжсивин В. Ю., Секретарева Н. А. Интересные флористические находки на востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 2. С. 233—247.

Freitag H., Lomonosova M. Typification and identity of *Suaeda crassifolia*, *S. prostrata* and *S. salsa*, three often confused species of *Suaeda* sect. *Brezia* (*Chenopodiaceae*, *Suaedoideae*) // Willdenowia. 2006. Vol. 36. P. 21—36.

Tanaka R., Tanaka A. Karyomorphological studies on halophytic plants. I. Some taxa of *Chenopodium* // Cytologia. 1980. Vol. 45. N 1—2. P. 257—269.

Uotila P. Chromosome counts on *Chenopodium* L. from SE Europe and SW Asia // Ann. bot. fenn. 1973. Vol. 10. N 4. P. 337—340.

SUMMARY

Chromosome numbers (2n) of 19 species from the genera *Atriplex*, *Axyris*, *Bassia*, *Chenopodium*, *Corispermum*, *Kalidium*, *Kochia*, *Salicornia*, *Salsola*, *Suaeda* from Russia are given.

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 581.9 (470.321) : 091 Хитрово

© И. М. Калиниченко

О РУКОПИСИ В. Н. ХИТРОВО «КОНСПЕКТ ФЛОРЫ ОРЛОВСКОЙ ГУБЕРНИИ»

I. M. KALINICHENKO. ON THE MANUSCRIPT OF V. N. KHITROVO «SYNOPSIS OF THE FLORA OF OREL PROVINCE»

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119992, ГСП-2, Москва, Ленинские горы,
МГУ, биологический факультет, кафедра высших растений
Факс (095)939 18 27
E-mail: kaliniche@mail.ru
Поступила 10.03.2006

Дана информация о копии неопубликованной рукописи В. Н. Хитрово «Конспект флоры Орловской губернии». Рукопись хранится в Санкт-Петербургском филиале Архива РАН (ПФА РАН. Р. IV. Оп. 1. № 344).

Ключевые слова: флора, Орловская губерния, рукопись, В. Н. Хитрово, архив.

Ценной находкой для изучения флоры и растительности Средней России является неопубликованная работа В. Н. Хитрово «Конспект флоры Орловской губернии» (далее «Конспект...»), хранящаяся в Санкт-Петербургском филиале Архива РАН (далее ПФА РАН) — первом научном архиве России.

«Конспект...» (ПФА РАН. Р. IV. Оп. 1. № 344) представляет собой рукописную копию подлинника, выполненную в зиму 1922/23 г. сотрудником Муратовской базы по прикладной ботанике Шатиловской областной сельскохозяйственной станции А. И. Молозевым и тщательно им сверенную с оригиналом. Кроме того, копия заверена самим Владимиром Николаевичем Хитрово (далее В. Н.). Датирована копия 1923 г.

На первом листе архивного документа рукою В. Н. (почерк идентичен с его подписью) написано, что конспект подлежит «окончательной разработке в виде „Флоры Орловской губ.” В. Н. Хитрово, или коллективной, или того автора, который закончит ее издание, буде [?] В. Н. Хитрово не успеет за свою жизнь сего дела выполнить». И далее: «Настоящая копия передана в Ботанический Музей Академии Наук для использования ее данных, кому это будет нужно, и для сохранения текста на случай гибели оригинала до ее издания от каких-либо случайностей». Там же в правом углу имеется запись: «Дар Ботаническому Музею С.-Петербургской Академии Наук от В. Н. Хитрово и А. И. Молозева как представителей Муратовской бот. базы» (В. Н. заведовал этой Базой).

Наличие авторской подписи позволяет считать эту копию факсимильной копией, имеющей юридическую силу подлинника.

Такой интерес к указанной копии «Конспекта...» объясняется тем, что эта работа фактически так и не увидела свет. В коллективном сборнике «Природа Орловского края» (1925) В. Н. пишет, что «с 1905 года ... ведет точный учет растений, указанных раньше и вновь открываемых на пространстве старой Орловской губернии. Эта подробная флора губернии еще не напечатана, но в копии отправлена в Ботанический Музей Академии Наук, чтоб могла пока служить для необходимых справок и использования» (с. 275). Мое знакомство с публикациями В. Н. при составлении основной библиографической сводки «Флора Средней России...» (1998), дополнительный просмотр всех изданий Шатиловской областной сельскохозяйственной опытной станции (в дальнейшем Сев.-Черноземной) и «Списка опубликованных работ профессора В. Н. Хитрово» в некрологе В. Н. Андреева (1952) позволяют утверждать, что среди публикаций нет интересующего нас «Конспекта...». Нет также ссылок на эту работу и в исследованиях орловских флористов (Радыгина, 1980, 2002; и др.).

Возникает естественный вопрос: где находится подлинник (оригинал) указанной копии? В путеводителе «Государственный архив Орловской области» (1998) указан фонд В. Н. Хитрово (ГАОрл.О. Ф. Р-3627.22Д. 1897—1981 гг.). На мой запрос сотрудники Орловского областного государственного архива, просмотрев личный фонд В. Н., сообщили весьма подробно об имеющихся документах, но интересующего меня «Конспекта...» среди них не обнаружили. Они порекомендовали обратиться в Государственный архив Омской обл. и в библиотеку Сибирского НИИ сельского хозяйства в г. Омске, так как по имеющимся у них сведениям в указанных учреждениях хранятся рукописные и другие материалы В. Н. (С 1930 г. В. Н. работал в Сибири).

Сотрудники омских учреждений подтвердили наличие материалов В. Н., но «Конспекта...» среди них также не выявили. Однако из информации Омского областного государственного архива следовало, что в личном фонде В. Н. имеется рукописный альбом «Флора Орловской губернии (книга 4)» на 338 страницах (ГАОмск.О. Ф. 2095. Оп. 1. Д. 68). Заведующий кафедрой ботаники Омского государственного педагогического университета Б. Ф. Свириденко по моей просьбе тщательно просмотрел этот фонд уже как специалист-ботаник. По его сведениям, рукописный альбом — это сводный журнал исследований, экскурсий «Изучение флоры Орловской губернии (с приложением карт, фотоснимков)» в твердом переплете, датирован 1920 г. Сборный список растений, указанных для Орловской губернии, включает 1170 латинских названий сосудистых растений и 3 вида мхов. Для многих видов есть весьма сокращенные указания местонахождений или только номер локального района (предварительно приведен список территориального деления губернии, где указано 72 локальных района), даты сборов и пр. Много пропусков, исправлений, часто написано неразборчиво, разными чернилами и даже карандашом. Отдельные фрагменты, детали в чем-то напоминают материалы рукописного «Конспекта...», но это все же не он. Вероятно, это промежуточный, черновой вариант планируемой «Флоры Орловской губернии», а скорее всего — рабочая сводная тетрадь, переплетенная для удобства постоянной работы, корректировки и уточнения данных.

В изданных путеводителях по архивам сопредельных областей обнаружить фонды В. Н. мне не удалось.

Таким образом, с большой долей вероятности можно утверждать, что имеющаяся в ПФА РАН копия «Конспекта флоры Орловской губернии» является на сегодняшний день единственным рукописным экземпляром указанной работы известного знатока и неутомимого исследователя природы Орловского края Владимира Николаевича Хитрово.

Остановимся на содержании самого «Конспекта...».

Рукопись написана на 113 листах с оборотом, т. е. фактически на 224 страницах (в архивных документах оборот листа не нумеруется). Формат листа 35 × 22 см.

Собственно конспекту предшествует список литературы по флоре губернии, включающий около 130 названий. Значительная часть литературных источников опубликована (Флора..., 1998). Далее приведены «Указатель главнейших гербариев по Орловской губернии» (33 позиции) и фамилии коллекторов, чьи сборы и гербарии вошли в состав «Гербария орловской флоры». Отдельно указаны места, где имеются дублеты, и перечислены лица, которым посылались материалы в обработку.

Флористическая часть конспекта (собственно конспект) — «Сборный список растений, указанных для Орловской губернии» (Л. 11—113(об.)) — включает подробнейшие сведения о 1116 видах, «признанных достоверными и растущими дико» до 1921 г. включительно.

Для каждого вида после латинского названия приведены сведения по трем позициям:

I — по гербарию В. Н. Хитрово, хранящемуся, как следует из записи В. Н., на Муратовской ботанической базе (фактически в основном его собственные исследования, подтвержденные гербарными сборами);

II — по просмотренным В. Н. гербариям в других хранилищах;

III — по литературным данным.

Приведены (в I и II) точные местонахождения, даты сборов (наблюдений, просмотров), а в I указано еще и сообщество (формация). Буквенные обозначения сообществ (из 13 выделенных) проставлены при 1094 видах, для 22 видов точно не указаны. В некоторых случаях при обозначении сообществ оставлены знаки сомнения (не означающие сомнения в самом факте произрастания в губернии данного растения).

Такой большой массив сведений для каждого вида выглядит тем не менее достаточно компактно, так как использованы условные обозначения, предварительно все расшифрованные.

В «Конспект...» вложена «Карта Орловской губернии» (масштаб 1 : 420 000, в англ. дюйме 10 верст). На карте нанесены маршруты исследования губернии: красным цветом — В. Н., другими цветами — Цингера, Грунера, Залесского, Литвинова и др.

Фактически подробный, тщательно выполненный «Конспект...» содержит сведения о 1116 видах растений орловской, брянской и липецкой флор (в современных границах территорий).

Обнаружение и обнародование «Конспекта...» (Флора..., 2006; настоящая публикация) диктуют необходимость включения этого ценного источника информации в научный оборот. При подготовке современных региональных флористических сводок, изучении синантропных и адвентивных флор, инвазийных, редких и исчезающих видов целесообразно скорректировать полученные результаты с имеющимся в «Конспекте...» сведениями. Так поступил О. И. Евстигнеев, работая над проектом Красной книги Брянской области (2004). Из 133 видовых очерков около 70 выполнены со ссылками на рукопись В. Н. Хитрово.

К сожалению, более чем 80-летнее хранение (хотя и бережное!) рукописи оставляет свой след — выцветают чернила, стираются буквы и пр. Надо успеть по возможности наиболее полно использовать эту ценную флористическую информацию.

Благодарности

Считаю своим приятным долгом искренне поблагодарить А. К. Сытина за совет посмотреть материалы Архива РАН. Выражаю глубокую благодарность сотрудникам С.-Петербургского филиала Архива РАН и лично директору И. В. Тункиной за всестороннюю помощь и доброжелательность. Глубоко благодарна директору О. М. Трохиной и зав. отделом Л. М. Кондаковой Государственного архива Орловской обл., директору О. Д. Пугачевой и зав. отделом Л. И. Огородниковой Государственного архива Омской обл., зав. научной библиотекой Н. А. Нестеренко Сибирского НИИ сельского хозяйства за предоставленную мне информацию. Искренне благодарю сотрудников Архива РАН и лично директора В. Ю. Афиани за помощь в работе. Моя особая благодарность и признательность Б. Ф. Свириденко, взявшему на себя труд просмотреть омские материалы и предоставившему мне подробные сведения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев В. Н. Памяти профессора В. Н. Хитрово (К трехлетию со дня смерти) // Бот. журн. 1952. Т. 37. № 2. С. 279—286.

Государственный архив Орловской области: Путеводитель. Орел, 1998. 693 с.

Природа Орловского края / Под общ. ред. В. Н. Хитрово. Орел, 1925. Гл. 6: Хитрово В. Н. Растительность. С. 261—410.

Проект Красной книги Брянской области. Сосудистые растения / Сост. О. И. Евстигнеев. Трубчевск, 2004. 252 с.

Радыгина В. И. Конспект флоры Орловской области и некоторые вопросы происхождения луговой степи: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1980. 159 с.

Радыгина В. И. Кальцефильная флора Среднерусской и Приволжской возвышенностей и некоторые вопросы ее истории: Дис. ... д-ра биол. наук. М., 2002. 691 с.

Флора Средней России: Аннот. библиография / В. Н. Тихомиров, И. А. Губанов, И. М. Калиниченко, Р. А. Лозарь. М., 1998. 199 с.

Флора Средней России: Аннот. библиография. Второе дополнение / И. М. Калиниченко, В. С. Новиков, А. В. Щербаков. М., 2006. 78 с.

Хитрово В. Н. Конспект флоры Орловской губернии: [Рукопись.] Копия. С приложением карты Орловской губернии с нанесенным маршрутом исследованных мест по изучению флоры упомянутой губернии. Муратово, 1923. 114 л.(об.) // (ПФА РАН. Р. IV. Оп. 1. № 344).

SUMMARY

The information on the copy of unpublished manuscript of V. N. Khitrovo «Synopsis of the flora of Orel Province» is presented. The manuscript is kept in the Archive of the Russian Academy of Sciences — St. Petersburg Branch (PFA RAN. R. IV. Op. 1. № 344).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 58 (091) + 92 (47 + 57) : 58

© В. М. Виноградова

СОФЬЯ ГЕОРГИЕВНА ТАМАМШЯН (К 105-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

V. M. VINOGRADOVA. SOPHIA GEORGIEVNA TAMAMSCHIAN
(ON THE OCASSION OF HER 105TH BIRTHDAY)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 21.04.2006

Софья Георгиевна Тамамшян (1901—1981) была специалистом по морфологии, карпологии и систематике семейств зонтичных и сложноцветных, одним из основоположников карпологического метода в изучении сем. *Umbelliferae.* С. Г. автор многочисленных обработок родов из разных семейств во «Флоре СССР», «Флоре Кавказа», «Флоре Армении», «Флоре Азербайджана», «Флоре Туркмении», автор более 120 работ. В честь С. Г. названы род *Tamamschjania* M. Pimen. et Kljuykov из семейства зонтичных и 6 видов из разных семейств, сама она описала 7 родов и более 50 видов.

Данная статья посвящена работе Софьи Георгиевны Тамамшян в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) АН СССР в г. Ленинграде, где она проработала 18 лет до выхода на пенсию.[1]

Из автобиографии С. Г., которая хранится в ее личном деле в архиве БИН, выяснилось, что в сентябре 1946 г. С. Г. была принята в докторантуру Отдела систематики и географии растений Ботанического института, которым руководил тогда член-корреспондент АН СССР Б. К. Шишкин. Ученая степень кандидата биологических наук была присуждена ей в 1936 г. по совокупности работ решением президиума АН СССР. Тема ее докторской диссертации называлась «Предки и потомки семейства зонтичных». С. Г. сама переводила работы по зонтичным с немецкого, французского, английского и итальянского языков. У нее был накоплен большой материал для диссертации, но диссертацию она так и не оформила, как она пишет в личном деле, «из-за смерти мужа и болезни матери».

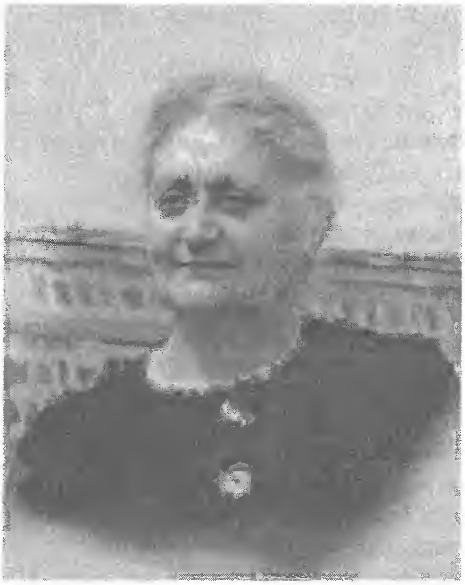
В 1950 г. после окончания срока докторантуры С. Г. продолжила свою работу в БИН и занималась обработкой ряда семейств для «Флоры СССР» и «Флоры Кавказа». С 1952 по 1954 г. С. Г. работала в должности младшего научного сотрудника в Отделе растительные ресурсы, которым руководил М. М. Ильин. Там она была занята составлением списка растений для второго тома издания «Полезные растения СССР».

Одаренная от природы и наделенная даром научных обобщений, как рассказали мне сотрудники Отдела растительные ресурсы Л. П. Маркова и Л. И. Медведева,

---

[1] Биография С. Г. Тамамшян подробно изложена в статье Э. Ц. Габриэлян и М. Г. Пименова (1987) «Памяти Софьи Георгиевны Тамамшян», где приводится список ее работ до 1973 г.

Рис. 1. С. Г. Тамамшян (1964 г.).



С. Г. предлагает некоторым сотрудникам ряд плановых тем. Н. П. Кирьялов по ее совету занимается исследованием состава эфирных масел в плодах и корнях рода Ферула. Совместно с Г. А. Денисовой она изучает морфологию зародышей и проростков у двух видов зонтичных и советует Г. А. обратить внимание на секреторные вместилища в плодах зонтичных. В дальнейшем Г. А. Денисова продолжила работу не только по секреторным вместилищам в плодах зонтичных. Изданная Г. А. книга под названием «Терпеноидсодержащие структуры растений» (Денисова, 1989), которая легла в основу так и не защищенной ею докторской диссертации, посвящена исследованию секреторных образований у растений из различных семейств, синтезирующих терпеноиды.

В мае 1954 г. С. Г. становится старшим научным сотрудником Отдела систематики и географии растений. Она продолжает активно работать в кавказском секторе Гербария, куратором которого был тогда Ан. А. Федоров. В том же году С. Г. возглавляет экспедицию в Закавказье по пряно-ароматическим растениям для Всесоюзного научно-исследовательского института морского рыбоведения и океанографии. Привезенный большой материал по пряным растениям позволил ей написать (совместно с Г. А. Денисовой и И. С. Кожиной) основную главу в книге «Пряно-ароматические растения СССР» (1963).

Я познакомилась с С. Г. в сентябре 1960 г., когда была зачислена лаборантом в кавказский сектор Отдела систематики и географии растений Ботанического института после окончания кафедры ботаники Ленинградского университета. Эту лабораторию возглавлял Ан. А. Федоров. По словам С. Г., Ан. А. Федоров был ее другом еще с тех времен, когда они оба работали в Ботаническом институте г. Еревана.

При первом знакомстве с С. Г. я была очарована ее красотой. В свои неполные 60 лет она притягивала к себе внимание пронзительным взглядом огромных карих глаз.

Рабочее место С. Г. было в кавказском секторе Гербария. Там она занималась изучением растений двух семейств: зонтичных и сложноцветных. Внутреннее строение плодов у представителей этих семейств было объектом ее постоянного внимания. Через год совместной работы С. Г. дала мне тему кандидатской диссертации по монографическому обзору переднеазиатского рода *Grammosciadium* DC. из семейства зонтичных. Когда я сделала поперечные срезы плодов видов этого рода и зарисовала их, оказалось, что они хорошо различаются по анатомическому строению. Результатом этой работы стала наша совместная статья, в которой С. Г. предложила свою терминологию для типичного плода зонтичных, назвав его «шизостратокарпий», а для его половинок ею было дано название «хемистратокарпий» (Тамамшян, Виноградова, 1969). Затем в журнале «Taxon» была опубликована система рода Граммосциадиум (Tamamschan, Vinogradova, 1969, 1970).

По совету С. Г. я побывала в 1985 и 1986 гг. в горах Армении, где собирала произрастающие там виды рода Граммосциадиум. Большую помощь мне оказывали армянские ботаники Н. Г. Гохтуни, П. П. Гамбарян, А. П. Меликян.

С. Г. постоянно следила за новыми работами по зонтичным и сложноцветным, которые появлялись на выставках в Библиотеке БИН, переписывалась с иностранными ботаниками. На семинарах отдела и заседаниях Ученого совета института во время защит кандидатских и докторских диссертаций она активно выступала по многим проблемам.

Характер у С. Г. был сложный и противоречивый, как у любой яркой личности, что сказывалось на ее общении с людьми, но именно ее неординарные высказывания всегда привлекали к ней молодежь. В дом к ней часто приходили сотрудники БИН З. В. Болховских, Н. Д. Агапова, аспиранты А. П. Меликян, П. П. Гамбарян, а также приезжавшие в Ленинград в командировку сотрудники Ботанического института Армянской АН В. Е. Аветисян, Н. Г. Гохтуни, Э. Ц. Габриэлян и др. Мы все очень любили с ней беседовать. Речь ее была необычайно красивой, суждения оригинальны и охватывали широкий круг проблем. Темы бесед были разными: о науке, поэзии, литературе, музыке, быте. С. Г. писала стихи. Однажды она представила отчет о работе за год в Отделе растительных ресурсов в стихотворной форме.

С. Г. жила в комнате коммунальной квартиры, полученной от БИН. Из Москвы к ней часто приезжала ее единственная дочь Мария Гамбарян, которую она очень любила. Мария преподавала в институте им. Гнесиных и была известной пианисткой.

Летом 1965 г. я оказалась свидетелем встречи С. Г. с впервые прибывшим в БИН крупным американским ботаником, куратором гербария Нью-Йоркского ботанического сада, а впоследствии директором этого же сада, Артуром Кронквистом. С. Г. отдыхала в то время в пос. Репино в Доме творчества композиторов под Ленинградом вместе с дочерью. Она пригласила американского ученого приехать к ней вместе с А. Л. Тахтаджяном, Ан. А. Федоровым и мною. Был солнечный теплый день, мы все гуляли вдоль Финского залива, а С. Г. обсуждала с А. Кронквистом на немецком языке таксономические проблемы в семействах зонтичных и сложноцветных. Во время этой встречи А. Кронквист сделал много фотографий. Эти снимки были помещены в садовом журнале Нью-Йоркского ботанического сада вместе с его доброжелательной статьей (Cronquist, 1966) о первом посещении Ботанического института в Ленинграде, о сотрудниках, с которыми он встречался, и об известных ботаниках, которые работали здесь в прежние годы. Фотографии А. Кронквист прислал всем участникам встречи. Одну из них я помещаю в этой статье.

К сожалению, встреча с А. Кронквистом состоялась после увольнения С. Г. из Института. В июле 1963 г. С. Г. предложили уйти из института в связи с сокращением штатов. В последующие годы она жила у дочери в Москве, а затем окончательно переехала к ней. Мы стали переписываться. С. Г. постоянно интересовалась тем, как продвигается моя работа над диссертацией, отвечала на возникавшие у меня вопросы.

В Москве С. Г. продолжала свою научную деятельность. Она не раз приходила на кафедру ботаники биолого-почвенного факультета Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова, где заведующий кафедрой доктор биологических наук, профессор В. Н. Тихомиров создал в свое время группу из сотрудников, аспирантов и студентов по изучению ряда родов семейства зонтичных, при-

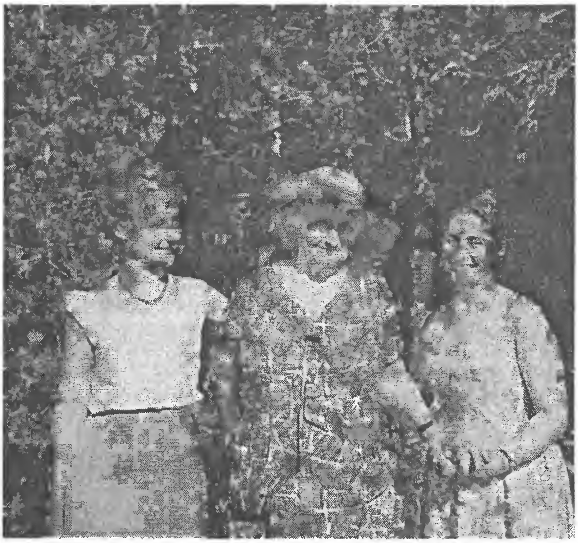


Рис. 2. В пос. Репино под Ленинградом.
Слева направо: В. М. Виноградова, С. Г. Тамамшян, Мария Гамбарян (снимок А. Кронквиста, 1965 г.).

чем особое внимание было уделено строению плодов. Встречи С. Г. с В. Н. Тихомировым происходили нередко еще во время ее работы в Ботаническом институте. В. Н. часто приезжал в БИН из Москвы, поддерживал дружбу и научные контакты со многими известными ботаниками.

С. Г. была непременным участником ряда Московских совещаний по филогении растений на биолого-почвенном факультете МГУ. В 1964 г. она сделала там интереснейший обобщающий доклад «Опыт построения филогенетической системы двудольных на примере *Umbellales* и родственных порядков». Затем на Всесоюзной межвузовской конференции по морфологии растений там же в МГУ С. Г. делает доклад «Принцип варьирующих пропорций и изменение структур в морфогенезе растений» (Тамамшян, Виноградова, 1968). Этот принцип был продемонстрирован на примере представителей двух семейств: *Rubiaceae* и *Umbelliferae.*

В своих отношениях с людьми С. Г. нередко бывала категорична. Мне в свое время было сказано, что если наши мнения не совпадают, то нам нечего работать вместе. Именно поэтому С. Г. обиделась на меня, когда я заканчивала писать свою кандидатскую диссертацию. Я не приняла ее высказывание о том, что механическая ткань в плодах зонтичных является «тенью предков».

Реферат своей кандидатской диссертации, в котором я благодарила С. Г. как своего учителя, я послала ей в Москву. С. Г. не являлась официальным руководителем моей диссертации, поэтому я не могла поставить ее имя в автореферате, но она была моим настоящим учителем и руководителем, выбрав мне тему диссертации и направляя мою работу по выполнению этой темы. Именно она привила мне любовь к растениям из семейства зонтичных и определила мою дальнейшую работу в БИН. Отзыв на реферат был оригинальный: на трех машинописных страницах с тремя разделами, озаглавленными как Преамбула, Замечания, Заключение. Отзыв был положительным, но в нем говорилось и о том, что нужно было бы сделать в диссертации, т. е. обозначалась перспектива дальнейших исследований. Отзыв был зачитан ученым секретарем института Д. В. Лебедевым и своей необычностью оживил всех членов Ученого совета и присутствовавших в зале.

За время работы С. Г. в БИН и после ухода на пенсию вышло из печати более 60 ее статей. Большинство из них увидело свет на страницах «Ботанического журнала», некоторые помещены в журнале «Советская ботаника», в издании «Ботанические материалы Гербария Ботанического института АН СССР», в зарубежных журналах «Taxon», «Notes from the Royal Botanic Garden Edinburgh».

Главным предметом исследований С. Г., хотя диапазон ее научных интересов был необычайно широк, было изучение морфологии и анатомии плодов у представителей семейств зонтичных и сложноцветных для выяснения трудных вопросов филогении и таксономии этих семейств. Нет смысла перечислять все работы С. Г., так как они даны в статье, указанной выше. Я назову только некоторые из них. Это статьи, посвященные карпологическому методу в систематике зонтичных: «Род *Hohenackeria* Fisch. et Mey. и его место в системе зонтичных» (1946), «К карпологической характеристике рода *Astrodaucus* Drude и некоторых кавказских *Caucalinae* и *Daucinae*» (1947), «Критические заметки о родах *Phlojodicarpus* Turcz. и *Stenocoelium* Ledeb.» (1951).

Наиболее известные ее работы по сложноцветным: «Значение анатомических признаков плода в систематике сложноцветных» (1953, соавтор О. Э. Кнорринг), «Критические заметки по сложноцветным» (1954), «К вопросу о происхождении паппуса (летучки) у семейства астровых (сложноцветных)» (1956), «Сверхэволюционные формы чашечки и их значение для филогенетической проблемы *Asteraceae* Link» (1965). С интересом читаются ее статьи о М. В. Ломоносове (1961) и Э. Буасье (1962), посвященные их юбилейным датам.

После кончины С. Г. Тамамшян летом 1981 г. в печати появился ряд ее совместных работ с М. Г. Пименовым (1987) и Л. Г. Мурадян (1987), которые она выполнила ранее. Вместе с М. Г. Пименовым она обработала род *Eryngium* (*Apiaceae*) в Закавказье, Средней Азии и Афганистане, а с Л. Г. Мурадян исследовала карпологию рода *Jurinella* (*Asteraceae*). Была опубликована ее обработка ряда родов из семейства зонтичных во «Flora iranica» (Tamamschian, 1987). Это роды *Grammosciadium* DC., *Smyrniopsis* Boiss. и *Petroedmondia* Tamamsch., причем последний род назван в честь Э. Буасье (E. Boissier). Совместно с М. Г. Пименовым там же ею обработан род *Eryngium* L. и описан новый эндемичный вид из Афганистана *E. rechingeri* Tamamsch. et Pimen. (Tamamschian, Pimenov, 1987).

В заключение хочется отметить, что С. Г. была ученым с мировым именем, ее работы хорошо известны и часто цитируются зарубежными ботаниками. В характеристике старшего научного сотрудника С. Г. Тамамшян заведующий Отделом систематики и географии растений Б. К. Шишкин писал: «Для Софьи Георгиевны Тамамшян как научного сотрудника характерна строгость и точность работы, обоснованность выводов, принципиальность, строгая критика научных взглядов и данных». Обладая ярким педагогическим и организаторским талантом и большими знаниями, она щедро делилась ими со всеми, кто имел с ней научные контакты. Прошло уже четверть века, как С. Г. нет с нами, однако я бережно храню в своем сердце светлую память о ней.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Габриэлян Э. Ц., Пименов М. Г. Памяти Софьи Георгиевны Тамамшян // Флора, растительность и растительные ресурсы Армянской ССР (сб. науч. тр.). Ереван, 1987. Вып. 10. С. 5—20.

Денисова Г. А. Терпеноидсодержащие структуры растений. 1989. Л., 140 с.

Пряно-ароматические растения СССР и их использование в пищевой промышленности. 1963. М., 432 с.

Тамамшян С. Г. Род *Hohenackeria* Fisch. et Mey. и его место в системе зонтичных // Сов. бот. 1946. Т. 14. № 4. С. 219—238.

Тамамшян С. Г. К карпологической характеристике рода *Astrodaucus* Drude и некоторых кавказских *Caucalinae* и *Daucinae* // Сов. бот. 1947. Т. 15. № 4. С. 199—212.

Тамамшян С. Г. Критические заметки по сложноцветным // Бот. матер. Герб. Бот. инст. АН СССР. 1954. Т. 16. С. 468—478.

Тамамшян С. Г. К вопросу о происхождении паппуса (летучки) у семейства астровых (сложноцветных) // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 5. С. 634—651.

Тамамшян С. Г. Михаил Васильевич Ломоносов (к 250-летию со дня рождения) // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 11. С. 1561—1569.

Тамамшян С. Г. Эдмонд Буасье. К 150-летию со дня рождения и 75-летию со дня смерти // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 1. С. 144—154.

Тамамшян С. Г. Опыт построения филогенетической системы двудольных на примере *Umbellales* и родственных порядков // Московское совещание по филогении растений, 2-е. Тез. докл. 1964. С. 77—80.

Тамамшян С. Г., Виноградова В. М. Принцип варьирующих пропорций и изменение структур в морфогенезе растений // Всесоюз. межвуз. конф. по морфологии растений. Тез. докл. 1968. С. 278—280.

Тамамшян С. Г., Виноградова В. М. К систематике рода *Grammosciadium* DC. // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 8. С. 1197—1212.

Тамамшян С. Г., Кнорринг О. Э. Значение анатомических признаков плода в систематике сложноцветных // Бот. журн. 1953. Т. 38. № 6. С. 909—910.

Тамамшян С. Г., Мурадян Л. Г. Оценка статуса рода *Jurinella* Jaub. et Spach (*Asteraceae*) по данным карпологии // Флора, растительность и растительные ресурсы Армянской ССР (сб. науч. тр.). 1987. Вып. 10. С. 50—58.

Тамамшян С. Г., Мурадян Л. Г. К познанию монотипного рода *Ancathia* DC. (*Asteraceae*) // Флора, растительность и растительные ресурсы Армянской ССР (сб. науч. тр.). 1987. Вып. 10. С. 58—66.

Тамамшян С. Г., Пименов М. Г. Род *Eryngium* L. в Закавказье, Средней Азии, Иране и Афганистане // Флора, растительность и растительные ресурсы Армянской ССР (сб. науч. тр.). 1987. Вып. 10. С. 26—49.

Cronquist A. Russian foremost Botanical Garden // The Gard. J. New York Bot. Gard. 1966. Vol. 16. N 2. P. 48—53.

Tamamschian S. G. Genera *Grammosciadium* DC., *Smyrniopsis* Boiss., *Petroedmondia* Tamamsch. // K. H. Rechinger (ed.). Flora iranica (*Umbelliferae*) Graz, 1987. N 162. P. 96—100, 164—165, 167—168.

Tamamschian S. G., Pimenov M. G. Eryngium // K. H. Rechinger (ed.). Flora iranica (*Umbelliferae*). Graz, 1987. N 162. P. 45—60.

Tamamschian S. G., Vinogradova V. M. Grammosciadium and *Caropodium* (*Umbellifera — Apioideae*) // Taxon. 1969. Vol. 18. N 5. P. 546—548.

Tamamschian S. G., Vinogradova V. M. Grammosciadium and *Caropodium* (*Umbelliferae — Apioideae*) // Taxon. 1970. Vol. 19. N 4. P. 652.

УДК 92 (47 +57) : 581.5

Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 11

© Т. Б. Батыгина, И. И. Шамров, Г. Е. Титова

ОЛЬГА ПЕТРОВНА КАМЕЛИНА
(К 70-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

T. B. BATYGINA, I. I. SHAMROV, G. E. TITOVA. OLGA PETROVNA KAMELINA
(ON THE OCCASION OF HER 70th BIRTHDAY)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

Поступила 19.06.2006

В 2006 г. исполняется 70 лет со дня рождения Ольги Петровны Камелиной, известного эмбриолога растений, доктора биологических наук, ведущего сотрудника Лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН РАН).

Ольга Петровна родилась 6 декабря 1936 г. в г. Киеве в семье музыкантов. Отец, Петр Кузьмич, и мать, Елена Павловна, имели консерваторское образование и работали в детской музыкальной школе преподавателями по классу скрипки и фортепиано.

В 1955 г. с золотой медалью О. П. окончила среднюю школу в г. Кременчуге, где после войны жила семья, и поступила в этом же году на лесохозяйственный факультет Украинской академии сельскохозяйственных наук (г. Киев). Этот факультет был средоточием прекрасного профессорско-преподавательского коллектива, ученых с мировом именем, любивших свое дело и умевших передать эту любовь студентам. Любимыми предметами О. П. были ботаника и дендрология. В студенческие годы она принимала участие в работе научного студенческого общества, выступала с докладами на семинарах кафедр ботаники и биологии лесных зверей и птиц. Под руководством проф. А. А. Салганского выполнила дипломную работу «Изучение приемов охраны и привлечения птиц в насаждениях Черноморского заповедника Херсонской области».

После окончания Академии в 1960 г. была распределена на работу в Институт ботаники АН Тадж. ССР и зачислена на должность старшего лаборанта в штат Варзобской горной ботанической станции (г. Душанбе — в то время г. Сталинабад). Ущелье Кондара, где располагалась станция, было привлекательным и по флоре, и по климатическим особенностям. Его посещали многие известные ученые ботаники и зоологи, знакомство и общение с которыми всегда было интересным для молодых специалистов — А. Л. Тахтаджян, Е. М. Лавренко, А. К. Скворцов, Е. П. Коровин. В 1960—1965 гг. на геоботаническом стационаре Ганджина (юг Таджикистана) в предгорьях хр. Газимайлик проводила наблюдения за растительностью, почвенным и температурным режимами и изучала особенности плодоношения фисташки. При подготовке коллективной монографии по флоре ущелья р. Варзоб (1971 г.) изучала состав древесно-кустарниковой флоры этого ущелья, результатом чего стало написание главы в этой монографии.

С 1 ноября 1966 г. О. П. стала работать в Лаборатории эмбриологии БИН РАН, где прошла путь от лаборанта до ведущего научного сотрудника. Сотрудничество с такими прекрасными учеными, щедро делящимися своими знаниями, как Э. С. Терехин, З. И. Никитичева и М. С. Яковлев, помогло быстро освоить премудрости эмбриологии растений. Став квалифицированным эмбриологом, защитила кандидатскую диссертацию на тему «Сравнительно-эмбриологическое исследование представителей сем. *Dipsacaceae* и сем. *Morinaceae*» (1977).

Любимым детищем О. П. стала 5-томная «Сравнительная эмбриология цветковых растений» (1981—1990), где она была секретарем издания и одним из авторов. При подготовке этого издания О. П. смогла посещать ботанические сады и участвовать во многих ботанических экспедициях по республикам Средней Азии и Монголии, возглавляемых Р. В. Камелиным. Сотрудничество с систематиками в экспедициях было особенно ценным, так как собранный материал корректно определялся и в дальнейшем использовался для изучения отдельных таксонов рядом сотрудников Лаборатории эмбриологии.

Разработки теоретических основ систематической эмбриологии цветковых растений всегда были в центре научной деятельности О. П. Ею было изучено более 100 видов двудольных и однодольных растений из 50 семейств и 22 порядков, отражающих разные уровни филогенетической системы покрытосеменных (опубликовано более 170 научных работ). На основании детальных эмбриологических характеристик обсуждено систематическое положение спорных таксонов и даны рекомендации, которые были учтены А. Л. Тахтаджяном (1997) при построении филогенетической системы цветковых растений, что является одним из важнейших итогов сравнительно-эмбриологического исследования. Анализ большого фактического материала по основным эмбриональным структурам цветковых растений позволил предложить оригинальную классификацию типов тапетума и новый, тубифлоральный, тип эндосперма. Издание «Сравнительная эмбриология цветковых растений» было удостоено Государственной премии в области науки и техники (1993), лауреатом которой стала О. П. Камелина среди других восьми коллег Лаборатории эмбриологии.

По окончании издания «Сравнительной эмбриологии», имея большой оригинальный материал, по предложению Т. Б. Батыгиной и М. С. Яковлева О. П. подготовила и защитила в форме научного доклада по совокупности работ докторскую диссертацию «Сравнительно-эмбриологический анализ как метод филогенетической систематики цветковых растений» (1991).

Далее О. П. активно включилась в работу по написанию 3-томного издания «Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции» (1994—2000). В настоящее время в США на английском языке опубликованы 1-й (2002) и 2-й (2006) тома, а 3-й том находится в печати. Уникальной энциклопедической монографии, не имеющей аналогов в мире, была присуждена премия правительства РФ в области науки и техники (2001). О. П. и 10 ведущих эмбриологов лаборатории стали лауреатами этой премии.

О. П. имеет звание «старший научный сотрудник» (1992). Она является членом Русского ботанического общества и Международной ассоциации по изучении половой репродукции растений, награждена медалью «Ветеран труда» (1987), медалью С. Г. Навашина за выдающийся вклад в развитие эмбриологии растений (1990). Участвовала в работе международных Ботанических конгрессов, симпозиумов, совещаний и конференций по эмбриологии растений.

Систематическая сравнительная эмбриология продолжает оставаться основным направлением ее научной деятельности. Исследования в этой области эмбриологии не потеряли своей актуальности и по сей день. Более одной трети семейств цветковых растений являются эмбриологически неизученными. С 2004 г. ведется обширная работа по подготовке справочника «Систематическая эмбриология цветковых растений». Обеспеченность молодыми кадрами, которые смогли бы продолжить сравнительно-эмбриологические исследования, остается первостепенной задачей. Коллектив Лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии БИН РАН многие годы представляет уникальную ведущую научную школу РФ «Разработка теоретических основ семенной репродукции растений», лидером которой является член-корреспондент РАН Т. Б. Батыгина. В рамках Международной ассоциации по изучению репродукции растений (IASPRR) петербургская школа эмбриологов координирует исследования не только в нашей стране, но в странах ближнего зарубежья. Она сохраняет и приумножает традиции классической и экспериментальной школы всемирно известного русского ученого С. Г. Навашина, открывшего феномен двойного оплодотворения. Являясь ярким представителем старшего поколения ведущей научной школы, Ольга Петровна Камелина передает свой богатый опыт и навыки в выполнении классических эмбриологических исследований молодым коллегам Лаборатории эмбриологии БИН РАН и других учреждений нашей страны.

СПИСОК ОСНОВНЫХ ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ О. П. КАМЕЛИНОЙ

1969. Эндосперм *Orchidaceae* (к вопросу о репродукции) // Бот. журн. Т. 54. № 5. С. 357—366. (Совместно с Э. С. Терехиным).

1971. Деревья и кустарники и их значение для создания противоэрозионных насаждений // Флора и растительность ущелья р. Варзоб. Л. С. 355—374.

1972. Хромосомные числа эндемичных видов рода *Dyonisia* Fenzl // Бот. журн. Т. 57. № 2. С. 244—246. (Совместно с Л. А. Смольяниновой).

Эндосперм *Habenaria linearifolia* Maxim. и *Neottia nidus-avis* (L.) Rich. (К вопросу об эволюции эндосперма у орхидных) // Бот. журн. Т. 57. № 11. С. 1373—1383. (Совместно с Э. С. Терехиным).

1973. Развитие зародыша *Melocanna bambusoides* Trin. // Бот. журн. Т. 58. № 2. С. 248—263. (Совместно с М. С. Яковлевым).

1974. Развитие зародышевого мешка в роде *Morina* L. // Бот. журн. Т. 59. № 11. С. 1609—1617. (Совместно с М. С. Яковлевым).

1976. Двойное оплодотворение и зародыш у *Cephalaria gigantea* (Ledeb.) Bobr. (*Dipsacaceae*) // Бот. журн. Т. 61. № 2. С. 254—263. (Совместно с М. П. Солнцевой).

Развитие пыльника и микроспорогенез у представителей семейств *Dipsacaceae* и *Morinaceae* // Бот. журн. Т. 61. № 7. С. 932—945. (Совместно с М. С. Яковлевым).

1979. Развитие клеточного эндосперма в семействах *Dipsacaceae* и *Morinaceae* // Актуальные вопросы эмбриологии покрытосеменных растений. Л. С. 69—74.

Развитие зародыша у представителей семейств *Dipsacaceae* и *Morinaceae* // Там же. С. 82—89.

1980. Развитие пыльника и пыльцевого зерна у *Valeriana phu* (*Valerianaceae*) // Бот. журн. Т. 65. № 5. С. 640—646.

Сравнительная эмбриология семейств *Dipsacaceae* и *Morinaceae*. Л. 104 с.

1981. К эмбриологии малоизученных таксонов. 1. Некоторые данные по эмбриологии семейства *Eupomatiaceae* // Бот. журн. Т. 66. № 6. С. 854—859.

Семейство Ворсянковые (*Dipsacaceae*) // Жизнь растений. Т. 5(2). М. С. 382—383.

1982. Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка у *Dianthus caryophyllus* (*Caryophyllaceae*) // Бот. журн. Т. 67. № 1. С. 80—87. (Совместно с Г. В. Яковлевой).

К эмбриологии малоизученных таксонов. II. Развитие пыльника и пыльцевого зерна у *Nandina domestica* (*Berberidaceae*) // Бот. журн. Т. 67. № 11. С. 1459—1468. (Совместно с Н. Г. Тучиной).

1983. Basic results of the comparative embryological investigation of *Dipsacaceae* and *Morinaceae* // Fertilization and embryogenesis in ovulated plants. Bratislava. P. 343—346.

1984. Развитие пыльника и пыльцевого зерна у *Daphniphyllum macropodum* (*Daphniphyllaceae*) // Бот. журн. Т. 69. № 3. С. 376—383.

К эмбриологии рода *Escallonia* L. (*Escalloniaceae*) // Бот. журн. Т. 69. № 10. С. 1304—1316.

1985. К эмбриологии *Stegnosperma halimifolium* (*Stegnospermataceae*). Распределение эмбриологических признаков в порядке *Caryophyllales* // Бот. журн. Т. 70. № 6. С. 721—730. (Совместно с О. Б. Проскуриной).

1987. Развитие пыльника и пыльцевого зерна в семействе *Elaeagnaceae* // Бот. журн. Т. 72. № 7. С. 909—917. (Совместно с О. Б. Проскуриной).

1988. The types of tapetum in angiosperms // Ann. Scient. Reims, France. T. 23. P. 71—73.

К эмбриологии *Davidia involucrata* (*Davidiaceae*) // Бот. журн. Т. 73. № 2. С. 203—213. (Совместно с С. В. Шевченко).

Эмбриология рода *Brexia* в связи с его систематическим положением // Бот. журн. Т. 73. № 3. С. 355—366.

Sporo-, gametogenesis and fertilization of *Escallonia* and *Brexia* with comments on their taxonomy // Sexual plant reproduction. Siena, Italy. P. 431—435.

1989. Развитие эмбриональных структур — одно из важнейших звеньев онтогенеза // Онтогенез высших цветковых растений. Киев. С. 50—54.

К эмбриологии *Ostrowskia magnifica* (*Campanulaceae*). Развитие мужских эмбриональных структур // Бот. журн. Т. 74. № 9. С. 1293—1301. (Совместно с Н. А. Жинкиной).

1990. Эмбриологические признаки рода *Biebersteinia* Steph в связи с его систематическим положением // Докл. АН ТаджССР. Т. 33. № 3. С. 193—195. (Совместно с В. А. Конновой).

Развитие мужских и женских эмбриональных структур в сем. *Marantaceae* // Бот. журн. Т. 75. № 4. С. 480—493.

К эмбриологии представителей флоры МНР — *Incarvillea potaninii*, *Sphaerophysa salsula* // Бот. журн. Т: 75. № 9. С. 1248—1261. (Совместно с О. Б. Проскуриной и Ш. Хоролсурен).

1991. Способ окраски препаратов эмбриологических структур растений. А. с. № 1631424. (Совместно с О. Б. Проскуриной и Н. А. Жинкиной).

1992. К методике окраски эмбриологических препаратов // Бот. журн. Т. 77. № 4. С. 93—96. (Совместно с О. Б. Проскуриной и Н. А. Жинкиной).

К эмбриологии рода *Ixerba* в связи с его систематическим положением // Бот. журн. Т. 77. № 12. С. 112—117.

The anther and pollen grain development of *Incarvillea potaninii* (*Bignoniaceae*) // Proc. XI Int. Symp. «Embryology and seed reproduction». St. Petersburg. P. 121—122. (Совместно с Ш. Хоролсурен и О. Б. Проскуриной).

Distribution of embryological features in the orders of *Magnoliophyta* classes // Там же. P. 242—243.

The embryo sac of *Biebersteinia multifida*, peculiarities of development // Там же. P. 244—245. (Совместно с В. А. Конновой).

Female embryonic structures in *Elaeagnaceae* // Там же. P. 443—444. (Совместно с О. Б. Проскуриной).

1994. Эмбриология и систематическое положение рода *Tetradiclis* (*Tetradiclidaceae*) // Бот. журн. Т. 79. № 5. С. 11—27.

Новый подход к классификации типов тапетума // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 1. СПб. С. 56—60.

1995. Synergid apogamety in the genus *Tetradiclis* Stev. (*Tetradiclidaceae*) and occurrence. of this phenomenon in flowering plants // Apomixis. Newsletter. N 8. P. 32—33.

1997. О возможности выделения тубифлорального типа развития эндосперма // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 2. СПб. С. 281—284.

Дополнения к эмбриологии семейств *Lactoridaceae* и *Fouquieriaceae* // Бот. журн. Т. 82. № 1. С. 25—29.

Эмбриологические признаки семейства *Lowiaceae* // Бот. журн. Т. 82. № 3. С. 1—6. (Совместно с П. Рейвн).

1998. К эмбриологии *Ostrowskia magnifica* (*Campanulaceae*). Семяпочка и семя // Бот. журн. Т. 83. № 3. С. 9—20. (Совместно с Н. А. Жинкиной).

1999. Развитие мужских и женских эмбриональных структур в роде *Stachys* (*Lamiaceae*) // Бот. журн. Т. 84. № 4. С. 8—24. (Совместно с Н. О. Босмановой).

2000. Эмбриологические признаки в филогенетической систематике цветковых растений // Бот. журн. Т. 85. № 7. С. 22—33.

2001. Развитие эмбриональных структур в роде *Hablitzia* (*Chenopodiaceae*) // Бот. журн. Т. 86. № 10. С. 1—9.

2003. О проблемах сравнительной систематической эмбриологии цветковых растений // Ботанические исследования в Азиатской России. Матер. XI съезда Русского ботанического общества (18—22 авг. 2003 г., Новосибирск—Барнаул). Т. 2. Барнаул. С. 144—145.

2004. О систематическом положении семейства *Stachyuraceae* по эмбриологическим признакам // Тр. VII Междунар. конфер. по морфологии растений, посвященной памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых. М. С. 114—115.

2006. Possibility of distinguishing a tubifloral type of endosperm development // Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 2. Enfield (USA), Plymouth (UK). P. 159—162.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANTS NAMES

(Ботанический журнал. 2006. Т. 91. № 11)

Стр.

ALGAE

Closterium kossinskayae Lukn. sp. nov. 1706

PLANTAE VASCULARES

Eremiris (Spach) Rodionenko comb. et stat. nov. 1709
Eremiris lactea (Pall.) Rodionenko comb. nov. 1709
Eremiris oxypetala (Bunge) Rodionenko comb. nov. 1709
Platanthera densa subsp. orientalis (Schlechter) Efimov comb. et stat. nov. 1725
Platanthera × micta Efimov nothosp. nov. (*P. densa* × *P. metabifolia*) . . . 1728

PLANTAE FOSSILIS

Menispermites sibiricus (Heer) Golov. comb. nov. 1732

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2006. VOL. 91. N 11)

Page

Shamrov I. I. Morphological nature of ovule and its evolutionary lineages in flowering plants 1601

COMMUNICATIONS

Leletkin V. A., Popova L. I. The change of thallus size and weight of the *Rhodophyta* species from the Sea of Japan grown under artifitial conditions 1636

Asfandiyarova L. Z., Kuzyakhmetov G. G. The influence of *Medicago sativa* phytogenous field on soil algae distribution 1648

Malysheva N. V. Lichens on man-made substrata in Russian cities 1658

Filimonova T. V. Ontogeny and age structure of populations of *Alchemilla alpina* (*Rosaceae*) in Murmansk Region 1672

Vakhrameeva M. G. Ontogeny and population dynamics of *Dactylorhiza fuchsii* (*Orchidaceae*) 1683

Kutlunina N. A., Zherebtsova M. I., Zymnitskaya S. A. Size and quality of pollen grains in *Tulipa* (*Liliaceae*) and *Saxifraga* (*Saxifragaceae*) of different ploidy level 1695

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Luknitskaya A. F. A new species of the genus *Closterium* (*Streptophyta*, *Closteriaceae*) from Yamal Peninsula (Russia) 1705

Rodionenko G. I. *Eremiris*, a new genus of the family *Iridaceae* 1707

Efimov P. G. The genus *Platanthera* (*Orchidaceae*) in the flora of Russia. 1. The species of the section *Platanthera*, subsection *Platanthera* 1713

Golovneva L. B. The genus *Menispermites* in the Cretaceous floras of Northern Asia . . . 1731

FLORISTIC RECORDS

Biazrov L. G. The lichen *Lecanora formosa* (*Lecanoraceae*) is found in Mongolia . . . 1741

Kharpukhaeva T. M., Urbanavichus G. P. New and rare lichen species from Republic of Buryatia (Dzherginskii Nature Reserve) 1744

Glazkova E. A. New data on the distribution of *Bidens frondosa* (*Asteraceae*) in Russia . 1749

Melnik V. I., Didenko I. P., Shevchenko D. Yu., Svistun O. V. New data on the distribution of *Fritillaria meleagris* (*Liliaceae*) in Ukraine 1753

CHROMOSOME NUMBERS

Lomonosova M. N., Krasnikov A. A. Chromosome numbers of some *Chenopodiaceae* representatives of the flora of Russia 1757

HISTORY OF SCIENCE

Kalinichenko I. M. On the manuscript of V. N. Khitrovo «Synopsis of the flora of Orel Province» 1760

JUBILEES AND MEMORIAL DATES

Vinogradova V. M. Sophia Georgievna Tamamschian (on the occasion of her 105th birthday) 1764

Batygina T. B., Shamrov I. I., Titova G. E. Olga Petrovna Kamelina (on the occasion of her 70th birthday) 1769

Index of new plant names 1774

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2006. Т. 91. № 11)

Стр.

Шамров И. И. Морфологическая природа семязачатка и эволюционные тенденции его развития у цветковых растений 1601

СООБЩЕНИЯ

Лелеткин В. А., Попова Л. И. Изменение размеров и массы талломов видов *Rhodophyta* из Японского моря при выращивании в лабораторных условиях 1636
Асфандиярова Л. З., Кузяхметов Г. Г. Влияние фитогенного поля *Medicago sativa* на распределение почвенных водорослей 1648
Малышева Н. В. Лишайники искусственных субстратов в городах России 1658
Филимонова Т. В. Онтогенез и возрастная структура популяций *Alchemilla alpina* (*Rosaceae*) в Мурманской области 1672
Вахрамеева М. Г. Онтогенез и динамика популяций *Dactylorhiza fuchsii* (*Orchidaceae*) 1683
Кутлунина Н. А., Жеребцова М. И., Зимницкая С. А. Размер и качество пыльцевых зерен видов *Tulipa* (*Liliaceae*) и *Saxifraga* (*Saxifragaceae*) разной плоидности 1695

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Лукницкая А. Ф. Новый вид *Closterium* (*Streptophyta*, *Closteriaceae*) с полуострова Ямал (Россия) 1705
Родионенко Г. И. *Eremiris* — новый род семейства *Iridaceae* 1707
Ефимов П. Г. Род *Platanthera* (*Orchidaceae*) во флоре России. 1. Виды подсекции *Platanthera* секции *Platanthera* 1713
Головнёва Л. Б. Род *Menispermites* в меловых флорах Северной Азии 1731

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Бязров Л. Г. Лишайник *Lecanora formosa* (*Lecanoraceae*) обнаружен в Монголии . 1741
Харпухаева Т. М., Урбанавичюс Г. П. Новые и редкие виды лишайников для Республики Бурятия (Джергинский заповедник) 1744
Глазкова Е. А. Новые данные о распространении *Bidens frondosa* (*Asteraceae*) в России 1749
Мельник В. И., Диденко И. П., Шевченко Д. Ю., Свистун О. В. Новые данные о распространении *Fritillaria meleagris* (*Liliaceae*) в Украине 1753

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

Ломоносова М. Н., Красников А. А. Числа хромосом некоторых представителей семейства *Chenopodiaceae* флоры России 1757

ИСТОРИЯ НАУКИ

Калиниченко И. М. О рукописи В. Н. Хитрово «Конспект флоры Орловской губернии» 1760

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

Виноградова В. М. Софья Георгиевна Тамамшян (к 105-летию со дня рождения) 1764
Батыгина Т. Б., Шамров И. И., Титова Г. Е. Ольга Петровна Камелина (к 70-летию со дня рождения) 1769
Указатель новых названий растений 1774

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2006. Т. 91. № 11. 1601—1776.